FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

DES ORIGINES

DE LA

CHALEUR ET DE LA FORCE

CHEZ

LES ÊTRES VIVANTS



THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS DE L'AGRÉGATION

(Section des sciences accessoires)
(Physique, Chimie et Pharmacologie)

PAR

Le Docteur E. LAMBLING

Ancien chef des travaux chimiques à la Faculté de Médecine de Nancy ;
Licencié ès sciences physiques.

PARIS
G. STEINHEIL, ÉDITEUR
2, RUE CASIMIR-DELAVIGNE, 2

1886

0 1 2 3 4 5 (cm)

CONCOURS D'AGRÉGATION

(SECTION DE PHYSIQUE, CHIMIE ET PHARMACOLOGIE)

JURY

PRÉSIDENT : M. GAVARRET, Inspecteur général.

JUGES : MM. REGNAULD.

GAUTIER.

MOITESSIER (de Montpellier).

CROLAS (de Lyon).

GARIEL, de l'Académie.

SECRÉTAIRE : M. LUTZ.

COMPÉTITEURS

Physique.

MM. BOREL.

DIDELOT.

GUÉRIN.

HUGOUNENG.

LAMBLING.

Chimie.

MM. LAURET.

MALOSSE.

MORELLE.

VILLEJEAN.

Pharmacologie.

MM. FLORENCE. THIBAULT.

INTRODUCTION

La question de la chaleur animale, et la question connexe de la force que toute vie manifeste, ont subi l'évolution commune aux grands problèmes de la science biologique. A considérer cette évolution du point de vue le plus général, on reconnaît qu'elle se divise en deux phases : la phase hypothétique et la phase expérimentale. Autrefois, la chaleur animale est attribuée à une cause innée, et c'est la vie qui entretient l'existence d'un foyer de chaleur indispensable à sa continuation. De même, la vie est une force spéciale, indépendante des lois du monde extérieur, souvent même en lutte avec ces lois, et se dirigeant selon des principes particuliers et mystérieux. Jusqu'au commencement de notre siècle, ces idées persistèrent, du moins en partie. Ne voit-on pas encore Hunter, après les travaux de Lavoisier, admettre que la chaleur animale a sa source dans une force spéciale à l'être vivant, et, plus près de nous encore, Brodie et Chossat rattacher la production de la chaleur à une influence purement vitale ? Tant il est vrai que la complexité des phéno-

mènes physiologiques en obscurcit la nature et les causes !

Il a fallu, d'une part, Lavoisier, l'introduction de la balance en chimie et en physiologie, la démonstration de ce fait, devenu un principe, que dans les mutations de la matière, organisée aussi bien qu'inorganique, il ne se crée ni ne se perd rien ; et, d'autre part, Joule et Grove, la loi de l'équivalence entre le travail ou l'énergie dynamique et la chaleur et la théorie de la corrélation de toutes les forces, ou, mieux, de toutes les énergies physiques, pour qu'une autre conception des phénomènes essentiels de la vie s'établît définitivement. Aujourd'hui, nous voyons clairement, au moins dans son principe, sinon dans toutes ses déterminations exactes, une relation parfaite entre les actions chimiques qui se passent dans les organismes vivants, la chaleur engendrée dans ces corps et les mouvements divers qu'ils manifestent.

C'est la réalité de cette relation parfaite que l'on essayera de démontrer dans le présent travail.

Mais cette démonstration comprend deux parties distinctes. Que cette relation existe, et existe à l'état parfait, c'est ce que prouvent toutes les découvertes modernes de la physique et de la chimie biologiques. Mais ce qui est moins bien établi, c'est la nature du rapport que l'on constate, d'une manière générale,

entre les trois termes énoncés plus haut. Il se peut, en effet, que la chaleur produite par l'activité chimique des êtres vivants ne se transforme pas en mouvement, comme on l'a cru d'abord, et qu'il y ait une corrélation d'un autre genre entre les actions chimiques et le mouvement. Du moins, on doit se poser la question, comme nous le verrons.

Qu'importe cependant? Le principe de la permanence de la matière et de la force, la loi de la conservation de l'énergie sous toutes ses formes, reste applicable aux phénomènes physiologiques. L'être vivant, comme tout autre système de molécules matérielles, est et demeure soumis à cette loi.

On objectera peut-être le fait du développement de l'œuf. L'ovule fécondé ne paraît-il pas contenir, en effet, sous un très petit volume, une quantité considérable d'énergie latente qui devient libre peu à peu? On sait combien ces phénomènes de développement avaient frappé l'esprit philosophique de Claude Bernard (1) et qu'il n'avait pu s'empêcher de voir là quelque chose de spécial à l'être vivant, une propriété d'un autre ordre que les propriétés physico-chimiques. C'est alors qu'il arriva à cette fameuse conception de l'*idée directrice*, sorte de force impulsive gouvernant

(1) Voyez le *Rapport sur les progrès de la physiologie en France*, 1867.

la matière. « Il est clair, dit Bernard, que cette propriété évolutive de l'œuf, qui produira un mammifère, un oiseau ou un poisson, n'est ni de la physique, ni de la chimie (1) ». Mais l'illustre physiologiste ajoute, avec raison, ce nous semble : « La force évolutive de l'œuf et des cellules est donc le dernier rempart du vitalisme ; mais en s'y réfugiant, il est aisé de voir que le vitalisme se transforme en une conception métaphysique et brise le dernier lien qui le rattache au monde physique, à la science physiologique (2) ». Au point de vue mécanique, en effet, au point de vue scientifique, pouvons-nous admettre qu'un ovule fécondé contient plus d'énergie qu'un ovule non fécondé ? Sa masse n'est-elle pas la même ? De ce que nous ne pouvons encore, de ce que nous ne pourrons peut-être jamais, nous rendre compte des phénomènes du développement au point de vue mécanique, il ne s'ensuit pas que ce point de vue ne soit le vrai pour l'explication générale des autres phénomènes.

Il faudrait maintenant signaler une autre particularité de l'application à la physiologie de la loi de la conservation de l'énergie. Les actions chimiques qui se passent dans les êtres vivants sont la source de toute activité organique. Mais, chose curieuse, ces actions

(1) *La science expérimentale*. Paris, 1878, p. 210.
(2) *Ibidem*.

se règlent elles-mêmes, du moins chez les êtres supérieurs, chez les animaux à sang chaud. En effet, la physiologie contemporaine a démontré que, si ce sont les actions chimiques qui créent la chaleur animale, c'est le système nerveux qui règle cette production de chaleur, qui, suivant les conditions dans lesquelles l'animal se trouve placé, l'augmente ou la diminue et qui la répartit. Mais l'activité nerveuse elle-même, d'où provient-elle ? Elle ne diffère pas des autres formes de l'activité organique, elle provient d'actions chimiques. Il y a donc là une véritable auto-régulation. L'organisme des êtres supérieurs fonctionne comme un ensemble d'actions chimiques qui se règlent elles-mêmes. — Mais dans ce fait on ne saisit rien de spécifique, de *vital*.

Ainsi l'application des lois physico-chimiques aux phénomènes biologiques est sans restriction, si l'on veut rester sur le terrain scientifique. Que l'organisme soit à l'état de repos ou que les organes travaillent, ces lois s'appliquent rigoureusement. Et cela est si vrai, que le domaine des sciences physico-chimiques est aujourd'hui considéré comme s'étendant jusqu'à la biologie, disons plus justement, comprend la biologie.

Faut-il aller plus loin? L'étude des origines de la chaleur et de la force chez les êtres vivants n'implique-

t-elle pas un essai de détermination des causes de cette chaleur et de cette force? A la vérité, lorsque l'on a découvert et suivi jusqu'à leur terminaison toutes les réactions chimiques susceptibles d'engendrer de la chaleur, il semble bien qu'on n'ait rien à ajouter : l'étude des origines se confond ici avec la détermination causale. Mais, lorsqu'on a montré, autant qu'on peut le faire aujourd'hui — et on sait quelle est encore l'incertitude de ces recherches, — l'origine des énergies diverses dont la consommation est la vie elle-même, tout est-il dit sur la cause de ces énergies? Il est difficile de le croire, et cela parce qu'une question préjudicielle se pose.

Nous ne voyons rien dans l'univers que de la matière et du mouvement. Ces deux termes sont unis par une entité mystérieuse que nous supposons cause du mouvement. Cette entité, c'est la force. Soit une pierre qui tombe : voilà la matière. Le mouvement, c'est le déplacement de cette pierre qui tombe. Quant à la cause du mouvement, la force qui l'explique, c'est l'attraction du globe terrestre sur la pierre. Mais qu'est-ce que cette attraction? Osera-t-on dire que la terre possède une *vertu attractive?* Le même raisonnement s'applique à toutes les forces. Il faut reconnaître que les causes nous échappent. De fait, on le sait — et nous n'avons pas à montrer ici par quelle série de découvertes et de rai-

sonnements logiques on est arrivé à ce point —, on a réduit toutes les forces au mouvement.

Mais la difficulté reparaît. Car le mouvement se suffit-il à lui-même ? Le mouvement n'est autre chose que la suite des positions successives d'un corps dans différents points de l'espace. Ne faut-il pas quelque chose pour l'expliquer ? Ce quelque chose, c'est la tendance, la tension qui détermine ce corps à passer continuellement de l'un à l'autre de ces points. Ce quelque chose, que les mathématiciens appellent la quantité de mouvement et qui se transforme, si le mobile vient à s'arrêter brusquement, en une certaine quantité de chaleur, peut-il être la trajectoire elle-même ? Ne doit-il pas être, au contraire, une réalité distincte ? Le mouvement mesure, mais n'explique pas la force.

Alors qu'est-ce que la force ? La même question revient donc sans cesse. Ce que l'on peut dire de plus clair, c'est que la force consiste dans une tension qui agit sur un corps pour modifier son état de mouvement ou de repos.

Il est vrai que nous nous trouvons maintenant en face d'une autre question, qui précède d'ailleurs celle même de la force. Qu'entendons-nous par le mot *corps* et, d'une façon plus générale, par le mot *matière ?* On a démontré déjà bien des fois que nous ne pouvons connaître la matière que par ses manifestations, c'est-à-dire

par le mouvement. Car ce que nous savons de la matière se réduit aux propriétés physiques et chimiques indestructibles. Or, toutes ces propriétés (chaleur, électricité, affinité, etc.) sont des forces corrélatives, ce qui signifie qu'elles sont aptes à se substituer les unes aux autres. D'autre part, chacune d'elles est corrélative de la force mécanique. Il y a, de plus, corrélation quantitative, c'est-à-dire qu'on voit apparaître une quantité fixe de mouvement quand une quantité fixe de chaleur, par exemple, disparaît, ou inversement. Ainsi, une même quantité de mouvement se retrouve toujours à travers tous les modes de l'activité physique ou chimique. Ce principe de la conservation de l'énergie, est la preuve de l'unité de force et par là-même, on le voit, de l'unité de matière. Fera-t-on alors consister la matière dans le principe même de la permanence de la force ? Si on veut donner à ce principe un sens précis, on est obligé de le traduire dans une formule mathématique compliquée, où entrera, par exemple, une somme de masse multipliée par des carrés de vitesse. Comment le réel peut-il consister dans une formule qu'on ne peut obtenir qu'en la déduisant d'hypothèses à expliquer ou qu'en la vérifiant par l'expérience ?

Il ne reste donc de scientifiquement compréhensible au fond de l'idée de matière, comme au fond de l'idée de force, que le mouvement.

Mais on a vu que le mouvement ne s'explique pas par lui-même. Il faut revenir à la force. Et nous n'avons pu donner de la force que cette notion : c'est une tendance.

Scientifiquement, ce mot n'a pas de signification. Mais à quoi servirait de dépasser ce point où nous sommes arrêtés ? A faire un pas de plus, on serait transporté en pleine métaphysique. Sans contester l'importance particulière des spéculations métaphysiques, on ne peut pas ne pas en reconnaître la vanité relativement aux recherches du genre de celles dont il s'agit ici. — Concluons que les causes nous échappent. Au point de vue de l'intelligibilité des choses, il peut être bon de spéculer à leur sujet; au point de vue de la connaissance scientifique, ces spéculations sont sans profit.

La plan de l'étude qui va suivre est naturellement indiqué par l'énoncé du sujet. Nous établirons d'abord le fait de la production de chaleur, en tant que fait. Puis nous étudierons cette production en elle-même, et par conséquent ses causes. Nous aurons à voir à ce moment où se fait cette production, quel est son siège. La fin de cette étude sera consacrée à l'exposé des divers modes suivant lesquels l'énergie se manifeste dans les êtres vivants.

DES ORIGINES

DE LA

CHALEUR ET DE LA FORCE

CHEZ

LES ÊTRES VIVANTS

CHAPITRE PREMIER

DÉMONSTRATION DU FAIT DE LA PRODUCTION DE CHALEUR PAR LES ÊTRES VIVANTS

Tous les êtres vivants possèdent une *chaleur propre*, c'est-à-dire plus ou moins indépendante de la température du milieu environnant. Ce fait, qui ne comporte aucune exception, signifie que tous les êtres vivants produisent de la chaleur; c'est là un des résultats les plus solidement établis de toutes les études entreprises sur la chaleur animale.

Mais ce fait présente deux aspects. Car on peut d'abord se demander quelle est la température d'un être donné, c'est-à-dire chercher à apprécier sa *chaleur propre*. Pour cela on recourt au thermomètre. En second lieu, on peut chercher à mesurer la chaleur que produit cet être. Par exemple, un animal, placé dans un milieu dont la température est plus basse que la sienne propre, ne se refroidit pourtant pas, mais sa température reste à peu près invariable ; il produit donc de la chaleur. Ainsi, après s'être servi du thermomètre, il faut recourir au calorimètre.

Il n'est apparemment pas nécessaire de donner ici les mesures qui prouvent la réalité de la production de chaleur par les êtres vivants ; on trouve dans tous les grands traités de physiologie et dans plusieurs ouvrages spéciaux, aussi connus que justement appréciés des physiologistes (1), ces mesures disposées en tableaux qu'il est facile de consulter. Nous rappellerons seulement les principaux faits de thermométrie, utiles à la claire compréhension et à l'exposition logique de la question de la thermogenèse.

Sous le rapport de la faculté de développer de la cha-

(1) Voir surtout, pour ne citer que les principaux ouvrages : Longet. *Traité de physiol.*, 3e édit., Paris, 1873, t. II.— Béclard. *Traité de physiol.*, 7e édit. Paris, 1880-1884.— Beaunis. *Nouveaux éléments de physiol. hum.*, 2e édit., Paris, 1880-1881. — H. Milne-Edwards. *Leç. sur la physiol et l'anat. comparée*, t. VIII, Paris, 1863.— Gavarret. *De la chaleur produite par les êtres vivants*, Paris, 1855.— *Idem*, article : *Chaleur animale* du *Dictionn. encyclop. des sc. méd.* — Rosenthal, in *Hermann's Handbuch der Physiol.*, t. IV, 2e partie. — Ch. Richet. *Leç. sur la chaleur animale*, *Revue scientif.* 1884 et 1885 ; etc., etc.

leur, les animaux se divisent naturellement en deux grands groupes, celui des animaux dits *à sang chaud*, et celui des animaux dits *à sang froid*.

Ces dénominations n'ont plus aujourd'hui besoin d'être expliquées. On sait en quoi elles sont défectueuses, et qu'on entend simplement dire par là que les animaux à sang froid, ne produisant guère de chaleur, ont une température qui dépasse seulement de quelques dixièmes de degré celle du milieu extérieur ; tandis que les animaux à sang chaud, c'est-à-dire les mammifères et les oiseaux, produisant beaucoup de chaleur, sont capables de maintenir leur organisme à une température qui dépasse celle du milieu ambiant et qui, normalement, varie dans de faibles limites. Aussi l'expression (Bergmann) : animaux *à température constante*, pour désigner les animaux à sang chaud, et animaux *à température variable*, pour désigner les animaux à sang froid, sans être tout à fait exacte, est-elle préférable. Cela veut dire que, dans un milieu très froid, les animaux à température constante peuvent produire assez de chaleur pour que leur température propre ne s'abaisse pas; et que, dans un milieu très chaud, ils peuvent restreindre cette production à un tel point que leur température s'élève à peine. Ainsi, l'animal à sang chaud adapte sa température à celle du milieu extérieur. Au contraire, l'animal à sang froid est à peu près obligé de subir cette température.

Il convient d'ajouter que les physiologistes ont reconnu que cette régulation de la température, chez les animaux à sang chaud, est sous la dépendance du système nerveux.

Température des animaux à sang chaud. — D'après les innombrables mesures thermométriques qui ont été prises par une foule d'observateurs, on peut admettre que la température des animaux à sang chaud oscille entre 35°, 5 et 43° (37 pour l'homme, 39 pour les mammifères, 41 pour les oiseaux). Ce sont là des moyennes dont il est facile de justifier l'adoption.

1.. *Température de l'homme.* — D'abord, en comparant les chiffres obtenus par les divers procédés employés chez l'homme pour mesurer la température (température axillaire, rectale, buccale, périphérique, de l'urine, etc.), on constate que la moyenne la plus exacte paraît bien être la température de 37° (1). Cette température, que l'on appelle souvent *normale*, varie à l'état de santé sous diverses influences, avec l'âge, le sexe, la race, l'alimentation, l'activité nerveuse, le travail intellectuel par exemple, et surtout avec l'activité musculaire.

On saisit dans l'exercice de ces influences — il importe de le noter en passant — le rapport très étroit des deux phénomènes, production de chaleur et activité organique sous toutes ses formes. Cette simple constatation de la température normale dans ses variations régulières peut déjà nous indiquer quelques-unes des causes qui agissent sur la thermogenèse et nous faire

(1) Voyez Gavarret, *loc. cit.*, p. 5.— Ch. Richet, *Revue scientif.* des 4 avril et 16 mai 1885, et particulièrement l'important travail de Théodore Jürgensen, *Die Körperwärme des gesunden Menschen*, Leipzig, 1874.

entrevoir les relations de mutuelle dépendance qui existent entre la nutrition, la chaleur animale et le maintien et le jeu des fonctions vitales.

Ajoutons encore ici que cette température moyenne de 37° peut augmenter ou diminuer beaucoup dans un grand nombre de cas, quand l'organisme se trouve atteint par quelque influence morbide. Mais c'est là une question que nous n'avons pas à étudier.

2. *Température des autres Mammifères.* — Il est clair que la température des animaux, d'une manière générale, se trouve soumise aux mêmes influences que celle de l'homme. Les mêmes causes : alimentation, repos, activité musculaire, etc., font varier la chaleur propre des animaux.

Cette chaleur propre d'ailleurs ne diffère pas beaucoup suivant les espèces animales. Si l'on a égard à ce fait que, de tous les mammifères, l'homme est celui qui a la température la plus basse, on verra que la température dans les autres espèces oscille entre 38° ou 39° et 41°.

La température des mammifères est, en moyenne, de 39°. Malgré leur présence continuelle dans l'eau, les Cétacés ont à peu près cette température.

3. *Température des Oiseaux.* — Ce sont, parmi les êtres organisés, les oiseaux qui ont la plus haute température. Celle-ci n'est jamais inférieure à 40° ni supérieure à 44° (1). Il est plus facile de constater le fait que d'en

(1) Consulter surtout, pour la température des oiseaux, Ch. Martins, *Mém. sur la température des oiseaux palmipèdes du nord de l'Europe*, in *Journ. de la physiol. de l'h. et des anim.*, t. 1, 1858.

déterminer la cause. A la vérité, on est tout de suite tenté d'attribuer cette température élevée à l'exagération des combustions respiratoires chez les oiseaux. Mais enfin, ce n'est là qu'une supposition.

Température des animaux à sang froid. — Tous les animaux qui ne sont ni des mammifères ni des oiseaux forment au point de vue physiologique une seule et immense classe, celle des animaux à sang froid, c'est-à-dire dont la température n'est pas constante. Il faut ranger dans cette classe les vertébrés inférieurs, batraciens, reptiles, poissons, et les invertébrés.

Il est impossible d'indiquer des moyennes pour la température de tous ces êtres, puisque cette température varie avec celle même du milieu ambiant. Ce que l'on peut dire de plus général à ce sujet, c'est que la température des animaux à sang froid dépasse toujours de quelques dixièmes de degré, et quelquefois, dans certaines conditions, dépasse de plusieurs degrés, la température du milieu extérieur. Ce seul fait suffit à prouver que ces animaux, eux aussi, produisent de la chaleur. On trouve dans le remarquable ouvrage de M. Gavarret que nous avons déjà eu l'occasion de citer (*De la chaleur produite par les êtres vivants*) de nombreuses mensurations indiquant l'excès de la température de l'animal sur le milieu.

1. *Température des Reptiles.* — De toutes ces mesures

Gavarret, article *Chaleur animale* du *Dictionn. encyclop. des sc. méd.* — Ch. Richet. *Leçons citées, Revue scientif.* du 6 septembre 1884, p. 308.

il résulte d'abord que ce sont les Reptiles qui, parmi les animaux à sang froid, paraissent produire le plus de chaleur; l'excès de température qu'ils présentent sur le milieu ambiant est quelquefois considérable. Valenciennes, sur un boa du Muséum d'histoire naturelle, a trouvé une température de 41°,5 pendant l'incubation de ses œufs, la température environnante ne s'élevant pas au-dessus de 35°,5 (1). C'est là, sans doute, un fait assez rare ; mais, dans les tableaux que donne M. Gavarret, on trouvera communément des excès de température de 1 à 3° au profit de divers reptiles.

2. *Température des Poissons et des Batraciens.* — La température des Batraciens et la température des Poissons se rapprochent de celle des Reptiles, mais en restant toujours inférieure à cette dernière. Déjà J. Hunter avait remarqué que l'eau en contact avec le corps d'un poisson gèle moins vite que l'eau située à quelque distance. D'après M. Gavarret, la température propre des poissons, très variable suivant les espèces, oscille entre 0°,20 (poisson volant) et 3°,88 (brochet). Signalons ici le fait important constaté par J. Davy sur une Bonite pêchée dans les mers tropicales : la température des *masses musculaires* de l'animal l'emportait de *dix* degrés sur celle de l'eau de mer qui était à 27°,20. Ce fait (2) n'indique-t-il pas que, chez les poissons comme chez les animaux à sang chaud, c'est dans les muscles qu'il se développe le plus de chaleur ?

(1) Cité par H. Milne-Edwards, *loc. cit.*, p. 11.
(2) On en connaît quelques autres analogues.

3. *Température des Invertébrés.* — La température des Invertébrés a été bien étudiée par différents observateurs, en particulier par Valentin, dans un excellent travail qui remonte à l'année 1839. Des observations de Valentin il semble résulter que la faculté de produire de la chaleur est d'autant plus considérable que l'organisation est plus parfaite et qu'il existe une étroite relation entre l'activité physiologique des tissus et la place occupée par les êtres dans l'échelle zoologique. Ainsi, d'après Valentin, la température propre varie des Polypes aux Crustacés entre 0°,21 et 0°,60.

Dans cette rapide revue des principaux faits de thermométrie animale, il ne faudrait pas oublier les Insectes. La chaleur propre des Insectes peut être assez considérable. Réaumur, en hiver, par une température extérieure de — 3°,75 a vu le thermomètre s'élever à + 12°,5 dans l'intérieur d'une ruche d'abeilles. Hunter, Newport ont constaté le même fait (1). Nobili et Melloni, à l'aide de l'appareil thermo-électrique qui porte leurs noms, ont fait un assez grand nombre d'expériences sur plus de 40 espèces d'insectes et ont toujours trouvé une température supérieure à celle du milieu ambiant (2). M. Girard, dans une excellente thèse présentée à la Faculté des sciences de Paris (3), a étudié aussi la température des insectes. Il s'est servi d'un thermomètre différentiel, analogue au thermomètre de Leslie. Les résultats qu'il a obtenus

(1) Cités par M. Gavarret.

(2) Cités par M. Gavarret.

(3) *Etudes sur la chaleur libre dégagée par les animaux invertébrés*, Paris, Masson, 1869.

sont fort intéressants. Nous ne pouvons qu'engager à les consulter.

Tous les résultats thermométriques qui viennent d'être cités, à propos de la température des animaux à sang froid, n'ont pu, bien entendu, être obtenus avec le thermomètre. Ces études ont dû être faites tantôt avec des aiguilles thermo-électriques, tantôt avec un thermomètre différentiel.

De tout ce qui précède on peut conclure, ce semble, que les animaux à sang froid ressemblent, au point de vue thermique, aux animaux à sang chaud en ce que, comme ceux-ci, ils produisent de la chaleur; ils en diffèrent pourtant beaucoup parce qu'ils ne produisent pas assez de chaleur pour maintenir leur température élevée au-dessus de celle du milieu ambiant de plus de quelques dixièmes de degré ou, mais cela dans d'assez rares circonstances, de plus de quelques degrés; et ils en diffèrent encore parce que leur température propre peut être très basse, voisine de 0, sans qu'ils cessent de se nourrir et de se mouvoir, de vivre en un mot.

Ces différences mêmes cependant ne sont pas essentielles; ou plutôt la distance qu'elles établissent entre les deux classes d'animaux dont il s'agit n'est pas infranchissable, disons mieux, est loin de constituer un abîme, grâce à deux intermédiaires. En effet, au point de vue des propriétés fonctionnelles qui distinguent sous le rapport de la thermogenèse les animaux à sang chaud, il existe parmi ces derniers deux exceptions. En d'autres termes, il y a des animaux à sang chaud qui, dans certaines conditions, peuvent présenter des températures variables :

ce sont les mammifères hibernants et les nouveau-nés des mammifères et des oiseaux (1). Nous ne pouvons ici que signaler l'importance de cette question.

Conclusion. — La conclusion générale de cet exposé rapide des notions actuelles de thermométrie animale ne peut être que celle-ci : tous les animaux produisent de la chaleur. Mais dans cette faculté calorigène il y a des degrés.

On distingue d'abord les animaux à sang chaud et à température constante qui produisent beaucoup de chaleur et qui, sous l'influence d'un froid modéré, augmentent cette production, de façon à conserver une température propre qui ne varie que peu. Chez ces animaux, au point de vue qui nous occupe, le phénomène essentiel, un de ceux peut-être qui démontrent le mieux la réalité de cette production de chaleur, c'est l'invariabilité de température. Dans leurs voyages au pôle nord, le capitaine Parry n'a-t-il pas vu un renard conserver une température supérieure de 76°,7 à celle du milieu ambiant, et le capitaine Back n'a-t-il pas vu la température d'un lagopède l'emporter de 79°,1 sur celle de l'atmosphère? (2) Inutile de multiplier ces exemples.

Viennent ensuite les animaux à sang chaud et à température variable qui ne peuvent produire assez de chaleur pour résister à des causes de refroidissement

(1) Voir William Edwards. *De l'influence des agents physiques sur la vie.* Paris, 1824; — Ch. Richet. *Revue scientif.* du 14 février 1885.

(2) Cités par Gavarret, article *Chaleur animale* du *Dictionn. encyclop. des sc. méd.*, p. 7.

médiocre. Tels sont les nouveau-nés des mammifères et des oiseaux.

A côté de cette classe, il faut placer celle des animaux à sang chaud et à température essentiellement variable, qui se refroidissent très facilement et chez lesquels ce refroidissement amène un ralentissement dans les fonctions vitales sans être une cause de mort. Tels sont les animaux hibernants.

Enfin on distingue les animaux à sang froid qui ne produisent pas assez de chaleur pour avoir, dans les circonstances ordinaires, une température propre qui s'élève fort au-dessus de celle du milieu ambiant, et qui supportent sans inconvénient un refroidissement considérable, soit en s'engourdissant (comme il arrive à beaucoup d'insectes), soit en conservant toute leur activité vitale (1). Cependant nous avons vu que ces animaux produisent bien réellement de la chaleur. Il se pourrait même, suivant une remarque que plusieurs expérimentateurs ont faite et que M. le professeur Gavarret a bien mise en lumière, que cette production de chaleur fût plus grande que nous ne le croyons ; car la constatation d'une partie de cette chaleur nous échappe peut-être, à cause des courants incessants dans les masses gazeuses ou liquides au sein desquelles sont immergés les animaux dont il s'agit (poissons, par exemple, et insectes), courants qui tendent à maintenir la température de ces animaux au niveau

(1) C'est à H. Milne-Edwards (voir *loc. cit.*, p. 65), qu'est due cette division des animaux en quatre classes, sous le rapport de leur faculté de produire de la chaleur et de supporter le froid.

de celle du milieu ambiant en soustrayant peu à peu à l'animal la chaleur qu'il produit.

Le fait de la production de chaleur ne comporte donc aucune exception chez les animaux.

Production de chaleur chez les végétaux. — Ce fait est plus général encore. On le constate chez tous les êtres organisés. Il nous reste à voir effectivement que les plantes, elles aussi, produisent de la chaleur.

D'anciennes expériences de J. Hunter paraissent établir déjà que les troncs d'arbre possèdent une température supérieure de 1 à 2° à celle de l'air environnant. Mais c'est Dutrochet surtout qui a bien étudié cette production de chaleur dans les végétaux en pleine activité vitale (1). A l'aide d'aiguilles thermo-électriques, il a pu déterminer la température de jeunes pousses, de bourgeons, de fruits, placés dans une atmosphère saturée d'humidité et comparer cette température à celle de parties semblables, mais mortes et placées d'ailleurs dans les mêmes conditions. Les expériences ont toujours montré qu'il y a un excès de température en faveur des parties vivantes ; cet excès a varié de quelques centièmes à trois dixièmes de degré. Dans certains cas, l'excès de température peut être considérable. Ainsi la floraison s'accompagne d'un échauffement des diverses parties de la fleur, tel que, dans la famille des Aroïdées, par exemple, on a observé des différences de plus de 20° au-dessus de la température ambiante (Lamarck, Sen-

(1) *Annales des Sc. natur.; Botanique*, t. XIII.

nebier, etc.). Il semble que, pendant la germination, il se fasse aussi une plus grande production de chaleur. On sait, par exemple, que pendant la germination d'un amas d'orge il se développe une chaleur assez considérable.

Conclusion générale. — Nous pouvons dire maintenant, sans multiplier davantage les preuves, que la production de chaleur par tous les êtres organisés sans exception est un fait qui ne comporte aucune restriction. C'est que chez tous les êtres organisés il se passe des actions chimiques, sans lesquelles la vie ne s'établirait ni ne durerait, qui constituent la vie même, actions chimiques d'où résulte un dégagement de chaleur.

Cultures microbiennes —

CHAPITRE II

DES ORIGINES DE LA CHALEUR ANIMALE

Le rapport intime, profond, qui existe entre la thermogenèse vitale et l'activité chimique des êtres organisés nous apparaît aujourd'hui clairement. Mais il n'en a pas toujours été ainsi. Il était relativement simple et facile de constater la chaleur propre des êtres vivants. Combien plus difficile était la question de l'origine de cette chaleur ! si difficile que c'est de nos jours seulement, et après un grand nombre de travaux de premier ordre, que le problème des sources de la chaleur animale a été posé complètement et a pu être résolu, sinon complètement, du moins en grande partie.

On comprend qu'il est nécessaire, ne fût-ce que pour mieux apprécier l'importance des résultats acquis aujourd'hui, de montrer rapidement quelle a été la lente évolution subie par cette question et d'exposer brièvement les diverses explications proposées par les anciens auteurs sur la cause de la chaleur animale, avant d'arriver aux plus récentes.

Nous ne nous attarderons pas aux opinions anciennes qui offrent à peine un intérêt de curiosité historique.

Nous viendrons le plus vite possible à Lavoisier, puis à ses successeurs immédiats, Dulong et Despretz, Boussingault, Regnault et Reiset. Nous essayerons de montrer que le problème, tel que Lavoisier l'avait posé, est resté essentiellement le même, qu'il s'est seulement étendu, et que la solution aussi, que Lavoisier avait donnée, a été complétée et rendue plus précise. Nous aurons alors abordé l'exposé des travaux faits de nos jours sur la thermogenèse animale.

I. — Opinions anciennes.

Pour les anciens, la chaleur animale, comme la plupart des phénomènes vitaux, était produite par une force spéciale, indépendante des agents extérieurs : de là l'hypothèse de la *chaleur innée*, que l'on trouve dans Platon, dans Aristote et dans Galien. Cette idée, du reste, s'est transmise presque jusqu'à notre époque, puisque l'on est tout étonné de la rencontrer émise par un physiologiste comme J. Hunter. D'après Hunter, « la production de la chaleur dépend d'*un principe si intimement lié avec la vie*... qu'il est la force qui conserve et règle intérieurement la machine.... La chaleur vitale n'est pas produite par des actes physiques ou chimiques ; c'est un principe particulier, c'est une *force vitale.* » La théorie du *principe vital* a encore été soutenu par Barthez et son école, quoique Barthez ait admis avec les iatro-mécaniciens que la chaleur animale résulte des frottements et des agitations des parties solides et des liquides de l'économie ; mais

pour lui ces frottements mêmes sont déterminés et entretenus par l'action des *forces du principe vital.*

Avec les iatro-mécaniciens et les iatro-chimistes, nous arrivons à des notions, aussi inexactes sans doute sur les causes de la chaleur animale, mais théoriquement plus scientifiques.

Appliquant leurs idées générales au problème de la calorification, les iatro-mécaniciens attribuèrent au *frottement* la cause de la chaleur animale. La production de cette chaleur fut alors considérée comme résultant surtout du frottement des globules sanguins contre la paroi des vaisseaux. Telle est l'opinion de G. Martine, médecin anglais du dix-huitième siècle (1). Hales nous a laissé dans son *Hémostatique* un exposé complet de cette théorie. Le grand Haller lui-même l'a adoptée dans ses *Elementa physiologiæ* (Lausanne, 1760, t. II, l. VI).

On peut, jusqu'à un certain point, rapprocher de la doctrine iatro-mécanique les conceptions physiques assez vagues émises par de La Rive et par Bichat sur la cause de la chaleur animale. Pour de La Rive (2) les actions chimiques qui s'accomplissent pendant la respiration doivent donner lieu à une séparation des deux fluides électriques ; ces deux fluides séparés se recombinent en passant à travers les derniers filaments nerveux qui, en raison de leur ténuité, opposent un obstacle au passage de ces courants. Or, il y a production de chaleur partout où des courants électriques rencontrent un obstacle à

(1) *Dissertations sur la chaleur...*, par M. Martine, trad. de l'anglais. Paris, chez Hérissant, 1871.

(2) *Biblioth. universelle de Genève*, t. XV.

leur libre propagation. — Pour Bichat, la calorification résulte du dégagement de la chaleur latente qui s'opère, quand les éléments du sang, dans l'acte de la nutrition, passent de l'état liquide à l'état solide. — Ces deux théories ne peuvent évidemment être considérées que comme des vues de l'esprit.

En face des idées des iatro-mécaniciens, il faut placer celles des iatro-chimistes qui constituent un véritable progrès. C'est pour cela que, malgré l'ordre chronologique nous les indiquons ici, immédiatement avant l'exposé des théories modernes, qui commencent à Lavoisier. On sait que les alchimistes ont de suite été frappés du dégagement de chaleur qui résulte de la combinison des corps les uns avec les autres. Dès le commencement du XVIIe siècle, Van Helmont (1) attribua la chaleur animale au mélange opéré dans le cœur du *soufre* et du *sel volatil* du sang. Nous allons voir cette idée générale d'une action chimique considérée comme cause de la chaleur des êtres vivants se modifier peu à peu et bientôt se perfectionner. Descartes (2) croit pouvoir expliquer cette production de chaleur par la fermentation du sang dans les cavités du cœur. François Sylvius (3) la rapporta à une effervescence causée par le contact du chyle et de la lymphe. Stevenson (4) et Hamberger (5), s'approchant déjà

(1) *Traité de l'esprit de vie nommé archée, Œuvres,* trad. Leconte, p. 185.

(2) *De la formation du fœtus, Œuvres,* édit. V. Cousin, t. IV.

(3) *Disput. med.*, cap VII, cité par H. Milne-Edwards, *loc. cit.*

(4) *Medical Essays,* t. V.

(5) *Physiologia medica,* 1751.

davantage de la vérité, admirent, Stevenson, que la chaleur animale résulte des transformations que les humeurs de l'organisme et les aliments subissent sans cesse dans l'intérieur du corps ; et Hamberger, qu'elle est due aux combustions qui s'opèrent dans le sang, et il comparait ces combustions à celles qui ont lieu dans les matières en putréfaction.

Mais nous voici arrivés à J. Mayow, à Priestley, aux précurseurs immédiats de Lavoisier. Nous entrons dans la période expérimentale, vraiment scientifique, du problème de la thermogenèse.

II. — Doctrine de la combustion respiratoire.

1° *Travaux antérieurs à Lavoisier.* — Les expériences de R. Boyle avaient établi qu'aucun animal ne peut vivre dans le vide, d'où la conséquence que l'action de l'air est nécessaire au maintien de la vie. Mayow, Hales, R. Boyle, Verrati, étudièrent avec soin les altérations que subit une masse d'air confiné dans lequel a séjourné un animal, et déjà, à cette époque, on discuta beaucoup sur la question de savoir si l'air pénétrait en nature dans le sang, ou s'il lui cédait seulement quelque principe.

Dès 1669, Mayow, par une intuition de génie bien plus qu'en partant d'expériences précises, énonçait cette proposition que l'air n'est point un tout homogène, mais qu'il renferme des particules propres à engendrer le salpêtre et les acides et à se fixer sur les corps en combustion et sur le sang dans la respiration.

En faisant respirer un animal et brûler une bougie dans un espace clos, Mayow vit que les deux phénomènes s'accomplissent simultanément dans un laps de temps qui est la moitié de celui dans lequel ils ont lieu chacun séparément, et il conclut : *Credendum est animalia ignemque particulas ejusdem generis ex aere exhaurire.* Ces particules spéciales de Mayow, *particulæ igno-æreæ*, *spiritus nitro-æreus*, c'est l'oxygène que l'abbé Priestley devait découvrir cent ans après. Mayow ajoute que ces particules en pénétrant dans le poumon amènent la rutilance du sang artériel et produisent la chaleur animale par une sorte de fermentation.

Son compatriote, l'anatomiste Thomas Willis (1661), adoptant l'idée de Mayow sur l'absorption d'un principe aérien, qu'il nomme *pabulum nitrosum*, pendant la combustion et la respiration, admet que le sang s'échauffe par suite d'une combustion lente qu'il éprouve dans la respiration.

On voit donc que, dès le milieu du dix-septième siècle, les médecins anglais étaient bien près de saisir le vrai sens des phénomènes de la respiration et leur rôle dans la production de la chaleur animale. Mais leurs idées ne trouvèrent pas d'écho et n'eurent pas d'influence sur le développement de la chimie et de la physiologie. En effet, en chimie le règne du *phlogistique* allait commencer, et cette idée devait dominer tous les esprits jusqu'à Lavoisier.

D'autre part, en physiologie, les iatro-mécaniciens cherchant le point de départ de leurs doctrines dans des hypothèses mécaniques, allaient aboutir à des théories

d'autant plus erronées qu'elles étaient plus logiquement déduites de suppositions gratuites ou de faits incomplètement observés.

C'est en vain que dans le cours du XVIII[e] siècle les faits expérimentaux s'accumulent, plus nombreux et plus précis. Sous l'influence de l'idée stahlienne et des doctrines des iatro-mécaniciens, toutes les découvertes réalisées dans l'ordre des faits ne peuvent aboutir à une synthèse exacte. C'est en vain que Hales, Cigna de Turin, vérifiant des expériences de R. Boyle, montrent que l'air vicié par une flamme ou par le séjour d'un être vivant, contient *l'air fixe* ou *gaz sylvestre* de Van Helmont (acide carbonique), et que cet air vicié est devenu impropre à entretenir la combustion d'une bougie ou la respiration des animaux.

C'est en vain que Priestley, qui a tant fait pour la connaissance des gaz, institue, dès 1770 environ, d'importantes recherches sur la respiration des animaux. Il prouve que l'air fixe, l'air commun qui a servi à *transformer en chaux* (oxydes) les métaux, et l'air vicié par la combustion d'une bougie, par la fermentation, par la putréfaction et par la combustion du charbon, font périr les animaux aussi bien que l'air commun altéré par leur respiration. Il montre, en outre, que l'air commun, ainsi vicié par la combustion du charbon ou par la respiration, contient de l'air fixe et que pour *rendre cet air respirable*, il suffit de le tenir pendant quelques jours en contact avec une plante en pleine végétation.

Il comprit toute la portée de cette belle expérience et développa des idées très justes sur l'antagonisme des

végétaux et des animaux, considéré comme cause de l'invariabilité de composition de l'atmosphère. Plus tard Priestley découvrit l'oxygène qu'il appela *air déphlogistiqué*, et il montra que ce gaz entretient la respiration plus longtemps que l'air commun, mais en se chargeant peu à peu, comme ce dernier, d'air fixe (acide carbonique). Enfin il fit voir par une série d'expériences très bien conçues et très démonstratives, que l'air commun et l'air déphlogistiqué (oxygène) jouissent seuls de la propriété de rendre au sang veineux la couleur rutilante du sang artériel, et que cette action s'exerce même à travers une membrane organique humide, tandis que du sang rutilant artériel prend la couleur noirâtre du sang veineux, quand on le met en contact avec de l'air phlogistiqué (azote), de l'air inflammable (hydrogène), ou de l'air fixe (acide carbonique).

Il semble qu'après des expériences aussi précises et une observation aussi complète des phénomènes extérieurs de la respiration, la véritable théorie de la combustion respiratoire devait s'imposer à l'esprit de cet homme de génie. Mais embarrassé, emprisonné dans la théorie de Stahl, Priestley méconnut la signification des faits qu'il avait si bien observés, et fit de la respiration un *procédé phlogistique*, théorie bizarre, et qui nous montre bien l'impuissance du génie quand il apporte à l'interprétation des faits des idées théoriques préconçues.

2° *Expériences de Lavoisier*. — Une ère nouvelle s'ouvre avec Lavoisier. En même temps que Lavoisier ruinait la théorie du phlogistique et créait la chimie moderne, il

introduisait en physiologie des méthodes exactes et posait le premier le problème de la respiration et de la chaleur animale, avec cette précision qui fait de tous ses travaux des modèles de clarté et de profondeur scientifiques.

Après avoir établi la composition de l'air, dans son expérience célèbre de la *calcination* du mercure, il se tourne immédiatement du côté de la physiologie et, dès 1777, il ramène les phénomènes chimiques de la respiration à une combustion du carbone. Sous une cloche remplie d'air et renversée sur la cuve à mercure, il place de petits animaux, et après leur mort il constate que leur respiration a consommé une partie de l'oxygène, n'a fait subir aucune modification à l'azote, et enfin qu'à l'oxygène disparu s'est substitué un volume sensiblement égal d'acide carbonique. Parvenu à ce point, il résume ainsi l'ensemble des faits observés (1): « Il résulte de ces expériences que pour ramener à l'état d'air commun et respirable l'air qui a été vicié par la respiration, il faut opérer deux effets : 1° enlever à cet air par un alcali caustique la portion d'acide crayeux aériforme (acide carbonique) qu'il contient ; 2° lui rendre une quantité d'air éminemment respirable (oxygène) égale à celle qu'il a perdue.

« La respiration, par une suite nécessaire, opère l'inverse de ces deux effets, et je me trouve à cet égard conduit à deux conséquences également probables et entre lesquelles l'expérience ne m'a pas encore mis en état de prononcer.

« Il arrive de deux choses l'une par l'effet de la respi-

(1) *Mém. de l'Acad. des sc.*, 1777, p. 183, et Œuvres de Lavoisier t. II, p. 180.

ration : ou la portion d'air éminement respirable contenue dans l'air de l'atmosphère est convertie en acide crayeux aériforme en passant par le poumon; ou bien il se fait un échange dans ce viscère : d'une part l'air éminemment respirable est absorbé, et, d'autre part, le poumon restitue à la place une partie d'acide crayeux aériforme presque égale en volume. »

Cette même année, Lavoisier, dans son mémoire *sur la combustion en général* (1), posa en ces termes, et pour la première fois, la théorie de la chaleur animale : « L'air pur en passant par le poumon éprouve donc une décomposition analogue à celle qui a lieu dans la combustion du charbon. Or dans la combustion du charbon, il y a dégagement de la matière du feu, donc il doit y avoir également dégagement de la matière du feu dans le poumon, dans l'intervalle de l'inspiration à l'expiration, et c'est cette matière du feu, sans doute, qui, se distribuant avec le sang dans toute l'économie animale, y entretient une chaleur constante de 32° 1/2 environ au thermomètre de M. de Réaumur... Cette chaleur est d'autant plus grande que la respiration est plus fréquente, car il y a une relation constante entre la chaleur de l'animal et la quantité d'air entrée ou au moins convertie en air fixe dans les poumons. »

Dans son grand travail *sur la chaleur* (2), fait en collaboration avec Laplace, Lavoisier, après avoir établi le principe du calorimètre à glace, s'efforça de fournir la

(1) *Œuvres de Lavoisier*, t. II, p. 232.
(2) *Œuvres de Lavoisier*, t. II, p. 318.

preuve directe de l'origine purement chimique de la chaleur animale. Il détermina d'une part la quantité de glace fondue par suite du séjour d'un cochon d'Inde dans le calorimètre pendant un temps donné, et de l'autre la quantité d'acide carbonique exhalée dans le même temps par un autre animal de la même espèce.

Or, leurs recherches de calorimétrie chimique avaient appris à Lavoisier et Laplace quelle est la quantité de glace que peut fondre l'unité de poids de carbone en se transformant en acide carbonique. En rapprochant ces trois ordres de résultats, Lavoisier fut conduit à cette conclusion :

1° Un cochon d'Inde brûle en dix heures par la respiration 3 gr. 333 de carbone, dont la chaleur de transformation en acide carbonique est suffisante pour fondre 326 gr., 75 de glace à 0°.

2° Un cochon d'Inde cède en dix heures au milieu ambiant une quantité de chaleur susceptible de fondre 341 gr., 08 de glace à 0°.

La quantité de chaleur perdue par l'animal en un temps donné est donc très peu supérieure à celle que l'acide carbonique éliminé par le poumon pendant le même temps a dû produire au moment de sa formation. Le rapport est de

$$\frac{326{,}75}{341{,}08} = 0{,}96$$

La compensation est donc presque absolue.

D'ailleurs Lavoisier fait observer que la chaleur perdue a été mesurée en plaçant l'animal dans un milieu à 0°, tandis que la combustion respiratoire a été observée

dans un milieu à 14° ou 15°; de là des causes d'erreur, parmi lesquelles il signale surtout le refroidissement des extrémités de l'animal dans l'intérieur du calorimètre, et celui des humeurs excrétées et ramenées naturellement à 0° par le calorimètre.

Néanmoins la doctrine de la combustion respiratoire considérée comme la source principale de la chaleur animale, était désormais établie sur des bases solides. Convaincu que la combustion du carbone des matériaux organiques du sang est la véritable source de la chaleur animale, Lavoisier formule ainsi les conclusions de ce mémoire :

« Lorsqu'un animal est dans un état permanent et tranquille, lorsqu'il peut vivre pendant un temps considérable, sans souffrir, dans le milieu qui l'environne; en général lorsque les circonstances dans lesquelles il se trouve n'altèrent pas sensiblement son sang et ses humeurs, de sorte qu'après plusieurs heures, le système animal n'éprouve point de variations sensibles; la chaleur animale est due, au moins en grande partie, à la chaleur que produit la combinaison de l'air pur (oxygène) respiré par les animaux, avec la base (carbone) de l'air fixe que le sang lui fournit. »

Quelques années plus tard, en 1785, Lavoisier fit faire un nouveau pas à la question. Il avait déjà remarqué que la totalité de l'oxygène disparu pendant la respiration ne se retrouve pas sous forme d'acide carbonique. Des expériences plus précises lui montrèrent que sur 100 parties d'oxygène absorbé, 81 parties seulement sont expirées par l'animal sous forme d'acide carbonique.

Les 19 autres ne se retrouvent pas dans les produits gazeux de la respiration. Lavoisier crut pouvoir admettre que cet oxygène formait de l'eau avec de l'hydrogène fourni par le sang, et que cette combustion développait une certaine quantité de chaleur dont il n'avait pas pu tenir compte dans ses premières expériences avec Laplace.

Enfin, dans son dernier travail, fait en collaboration avec Séguin (1), il résume ainsi sa pensée : « En partant des connaissances acquises et en nous réduisant à des idées simples, que chacun puisse facilement saisir, nous dirons d'abord que la respiration n'est qu'une combustion lente de carbone et d'hydrogène, qui est semblable en tout à celle qui s'opère dans une lampe ou dans une bougie allumée, et que, sous ce point de vue, les animaux qui respirent sont de véritables corps combustibles qui brûlent et se consument. » Et plus loin, après avoir fait ressortir avec une netteté admirable le rôle que joue la transpiration dans la régulation de cette production de chaleur, préludant encore par là à une des plus importantes théories de la physiologie contemporaine, il termine ainsi (2) : « On voit que la machine animale est principalement gouvernée par trois régulateurs principaux : la respiration qui consomme de l'hydrogène et du carbone et qui fournit du calorique ; la transpiration qui augmente ou qui diminue, suivant qu'il est nécessaire d'emporter plus ou moins de calorique ; enfin la

(1) *Œuvres de Lavoisier*, t, II, p. 691.
(2) *Loc. cit.*, p. 700.

digestion qui rend au sang ce qu'il perd par la respiration et la transpiration. »

Dans ce mémoire, où l'origine chimique de la chaleur animale est indiquée si nettement et avec une si grande autorité, Lavoisier s'exprime comme s'il plaçait dans le poumon le siège de cette combustion respiratoire. Mais en réalité cette partie du problème était toujours restée indéterminée dans son esprit (voir page 23). Nous reprendrons ce point quand nous étudierons la question du siège de la production de la chaleur chez les êtres vivants. Poursuivons l'étude générale du mécanisne de cette production.

Lavoisier venait d'ouvrir largement une voie féconde; mais les physiologistes français s'en écartèrent malheureusement pendant longtemps. Sous l'empire des idées vitalistes, ils repoussèrent d'une manière générale toute explication physico-chimique des phénomènes de la vie. Pour eux la chaleur est une *production* de la force vitale, et comme l'apanage même de la vie. Après de longues et consciencieuses recherches, Chossat arrive à cette conclusion, que le grand sympathique est le véritable agent de la calorification. Ces idées constituaient, comme on voit, un véritable recul de la physiologie. Néanmoins l'impulsion donnée par Lavoisier ne reste pas sans effet. Des physiciens et des chimistes, dégagés des idées à *priori* qui dominaient alors les physiologistes et les médecins, reprennent et complètent l'œuvre de Lavoisier, dont les idées, agrandies et fortifiées, s'imposent enfin définitivement à la suite de ces travaux. Ce sont ces recherches plus modernes qui vont être exposées.

Elles sont devenues pour la plupart véritablement classiques, et sont longuement exposées dans tous les traités généraux de physiologie ou de chimie physiologique (1). Nous les rappellerons sommairement, en ne retenant que ce qu'elles ont d'essentiel au point de vue de la question qui doit nous occuper, c'est-à-dire au point de vue des *sources* de la chaleur animale.

3° *Expériences de Dulong et de Despretz.* — L'Académie des sciences ayant proposé, en 1822, la détermination des sources de la chaleur animale comme sujet de prix, deux travaux importants furent présentés. Le premier est un mémoire de Dulong (2) communiqué à l'Académie en 1822 et publié seulement en 1843, après la mort de l'auteur. Le second est un mémoire de Despretz (3), publié en 1824.

Dulong et Despretz employèrent à peu près le même appareil expérimental dans leurs recherches. L'animal était enfermé dans une cage en osier très légère, que l'on plaçait elle-même dans une boîte en cuivre mince. Cette boîte formait la chambre intérieure d'un calorimètre à eau qui permettait de déterminer la quantité de chaleur perdue par l'animal pendant l'expérience. La boîte dans laquelle était placé l'animal communiquait

(1) Voir notamment : A. Gautier. *Chimie appliquée à la physiologie*, etc. Paris, 1874. — Béclard. *Traité de Physiol.*, 7e éd. Paris, 1880-1884. — Gavarret. *De la chaleur produite par les êtres vivants* Paris, 1855, etc.

(2) *Ann. de Chim. et de Phys.* (3), t. I, p. 440.

(3) *Ibid.* (2), t. XXVI, p. 337.

avec deux gazomètres à eau. L'un de ces gazomètres était rempli d'air et fournissait à pression constante un courant continu de gaz destiné à entretenir la respiration de l'animal, l'autre était plein d'eau, et destiné à recueillir les produits gazeux de l'expiration. L'opération terminée, on jaugeait et on analysait l'air recueilli dans le second gazomètre, et qui était garanti contre l'action dissolvante de l'eau par un flotteur en liège recouvert de taffetas. On évaluait d'autre part la quantité d'oxygène fournie par le premier gazomètre. Enfin l'augmentation de température de la masse d'eau du calorimètre servait à calculer la quantité de chaleur perdue par l'animal.

Comme on le voit, Dulong et Despretz avaient eu soin d'éviter une cause d'erreur que leur prédécesseur avait déjà signalée, et qui provenait de ce qu'il n'avait pas employé le même animal pour déterminer, d'une part, la quantité de chaleur cédée au calorimètre, de l'autre, la quantité d'acide carbonique et d'eau fournie pendant le même temps par la combustion respiratoire.

Telles sont les données des expériences. L'interprétation des résultats se faisait en admettant les principes mêmes du problème de la calorification tel que l'avait posé Lavoisier.

Dulong et Despretz supposèrent:

1° Que l'oxygène tout entier se combine aux éléments combustibles, carbone et hydrogène du sang, pour former de l'acide carbonique et de l'eau;

2° Que tout l'acide carbonique exhalé est dû à la combustion entretenue par l'oxygène absorbé;

3° Que, pour déterminer la proportion d'oxygène employée à faire de l'eau, il suffit de retrancher de la quantité totale d'oxygène absorbé, l'oxygène contenu dans l'acide carbonique exhalé par l'animal dans un temps donné.

4° Enfin, pour calculer la chaleur produite par la combustion respiratoire, ils admirent implicitement, avec Lavoisier, que la chaleur dégagée par la combustion de l'hydrogène et du carbone est la même dans le cas où ces corps sont préalablement engagés dans des combinaisons que quand ils sont brûlés à l'état libre.

Ajoutons encore que Dulong avait accepté comme base de ses calculs les données fournies par Lavoisier et Laplace sur la combustion du carbone et de l'hydrogène, d'après des expériences qu'on ne saurait plus considérer aujourd'hui comme exactes. Quant à Despretz, il partait de ses propres déterminations sur la chaleur de combustion du carbone et de l'hydrogène.

Les résultats généraux de ces expériences furent les suivants. Le rapport de la chaleur de formation des éléments gazeux expirés, à la chaleur cédée au calorimètre par l'animal a été :

Dans les expériences de Dulong : maximum 0,83 ; minimun 0,68.

Dans celles de Despretz : maximum 0,90 ; minimum 0,74.

Rappelons que Lavoisier avait trouvé dans ses premières expériences 0,96.

Le déficit était donc beaucoup plus fort que dans les expériences de Lavoisier. La chaleur calculée d'après les combustions respiratoires ne couvrait, en effet, en

moyenne que les 75-80 centièmes de la chaleur perdue par l'animal dans un même temps.

On peut faire à la méthode de Dulong et Despretz des critiques expérimentales et surtout des objections préjudicielles qui peuvent se résumer sous les chefs suivants, et que nous nous contenterons pour l'instant d'énumérer :

1° La proportion d'acide carbonique déterminée est trop faible à cause de l'emploi d'un gazomètre à eau et de la solubilité notable du gaz carbonique dans ce liquide.

2° L'animal dans le cours de l'expérience subit un refroidissement sensible, comme l'a fait remarquer Dumas (1). D'une manière générale, rien ne prouve que sa température n'a pas varié dans un sens ou dans l'autre dans le cours de l'expérience.

3° Les valeurs admises pour la chaleur de formation de l'eau et de l'acide carbonique sont beaucoup trop faibles, comme le montrent les déterminations ultérieures plus exactes de Favre et Silbermann.

4° Nous ne savons pas si un animal qui, pendant une heure, par exemple, a absorbé une certaine quantité d'oxygène et éliminé une certaine proportion d'acide carbonique et d'eau se trouve, à la fin de ce laps de temps, dans des conditions identiques à celle du début et s'il n'a pas accumulé à ce moment dans ses liquides et dans ses tissus plus d'acide carbonique qu'au début.

5° Enfin, il est inexact d'admettre, comme l'ont fait Lavoisier, Dulong et Despretz, que dans les combustions

(1) Dumas. *Leçons à l'École de médecine* (inédites), citées par Würtz. *De la production de la chaleur par les êtres organisés.* Thèse d'agrég. Paris, 1847, p. 25.

respiratoires l'acide carbonique et l'eau se sont formés à partir des éléments carbone et hydrogène, et de calculer leur chaleur de combustion en partant de cette hypothèse.

Un certain nombre de savants ont essayé de soumettre les résultats de Dulong et Despretz à une série de corrections dont la nature ressort suffisamment des critiques que l'on vient d'énumérer. De semblables corrections ont été effectuées par Liebig (1), Helmholtz (2) Gavarret (3), Ludwig (4), Milne-Edwards (5), Liebermeister (6). Elles ont, en général, pour effet, comme l'a montré M. le professeur Gavarret, de diminuer l'écart parfois si considérable que l'on note dans les expériences citées, entre la chaleur recueillie et la chaleur calculée. Mais les principes mêmes de la méthode sont justiciables de critiques graves qui seront développées tout à l'heure et qui ne permettent guère de tirer de ces essais si intéressants que cette conclusion générale : La chaleur cédée par un animal dans un temps donné provient en grande partie des combustions respiratoires, mais sa valeur numérique exacte ne saurait être calculée d'après de telles expériences.

Malgré ces restrictions, qui d'ailleurs n'ont été for-

(1) Liebig. *Thierchemie,* p. 28.

(2) Helmholtz. Article : *Chaleur* in *Encyclop. Wörterb. d. med. Wiss.*, XXXV, p. 523.

(3) Gavarret. *De la chaleur produite par les êtres vivants*, p. 219, 1855.

(4) Ludwig. *Lehrb. der Physiol.* 2e éd. p., 739, 1861.

(5) Edwards. *Leçons sur la physiologie,* VIII, p. 23, 1863.

(6) Liebermeister. *Pathol. u. Therapie des Fiebers*, p. 135, 1875.

mulées que plus tard, ces expériences confirmaient dans son ensemble la doctrine de la combustion respiratoire, telle que l'avait conçue Lavoisier. La chaleur produite est en corrélation avec la combustion de carbone et d'hydrogène qui s'opère dans l'économie. Tel est le point qui semble définitivement acquis.

A la vérité, la méthode employée n'avait pu donner la démonstration directe de la combustion de l'hydrogène, parce que, dans la masse d'eau qui s'échappe par toutes les voies d'élimination, elle ne fournit aucun moyen de distinguer sûrement l'eau qui provient de l'action de l'oxygène absorbé sur les matériaux de l'économie, de celle qui a été introduite toute formée par les aliments et les boissons. C'est par voie de défalcation, et parce qu'ils ne retrouvaient pas dans l'acide carbonique exhalé tout l'oxygène absorbé que les observateurs ont été conduits à admettre qu'une portion de cet oxygène est employée à faire de l'eau. Mais cette manière de déterminer la quantité d'hydrogène brûlé et par suite de calculer la chaleur correspondante ne repose que sur une hypothèse. On suppose, en effet, que tout l'acide carbonique exhalé provient de la combinaison d'une portion de l'oxygène absorbé avec le carbone du sang. Il est, au contraire, prouvé aujourd'hui que cette hypothèse, dont Lavoisier avait senti et signalé la faiblesse, n'est pas toujours admissible, et qu'une portion de l'acide carbonique exhalé provient dans certains cas d'une autre source que de la combinaison du carbone du sang avec l'oxygène absorbé par les surfaces respiratoires.

La méthode de Lavoisier et de ses successeurs, qu'on

peut appeler *directe* puisqu'elle étudie directement les produits de la respiration, est donc impuissante à nous apprendre dans quelles proportions s'opère le partage de l'oxygène entre le carbone et l'hydrogène des matériaux combustibles du sang.

4° *Méthode de Boussingault.* — On doit à M. Boussingault (1) une méthode qui, pénétrant plus avant dans les phénomènes, a fait disparaître en partie ce qu'il y avait d'hypothétique dans les déductions tirées de la simple analyse des gaz inspirés et expirés.

M. Boussingault soumet pendant un certain temps un animal à une *ration d'entretien* telle que le poids de son corps reste sensiblement constant. Il pèse pendant ce temps et analyse tous les produits fournis par les évacuations, et les compare au poids des matériaux élémentaires livrés à l'animal sous forme d'aliments; il est évident que la différence doit avoir été emportée par les exhalaisons gazeuses du poumon et de la peau. Ajoutons, pour compléter l'exposition de la méthode, que l'animal est supposé, durant l'expérience, ne rien emprunter à l'atmosphère, fait rendu extrêmement probable par les classiques recherches sur la respiration de Regnault et Reiset.

L'exactitude de la méthode fut établie par deux séries d'expériences toujours citées, et qui ont porté l'une sur une tourterelle, l'autre sur une vache laitière et un cheval. Ainsi, pour ne citer qu'un résultat, la méthode

(1) *Ann. de chim. et de phys.* (2), t. LXXI, p. 113 et *ibid.* (3), t. XI, p. 433.

directe avait montré à M. Boussingault que la tourterelle mise en expérience éliminait moyennement sous forme d'acide carbonique :

Par le poumon et la peau : 0 gr.209 de carbone, par heure.

La méthode indirecte a fourni le résultat suivant :

Par le poumon et la peau : 0 gr. 211 de carbone, par heure.

Cette méthode, susceptible d'une très grande exactitude, a permis de constater que, chez cette tourterelle, l'oxygène introduitpar les aliments est en quantité *trop faible* pour transformer en eau tout l'hydrogène qui l'accompagne dans ces aliments. Cet excès d'hydrogène a donc été brûlé par de l'oxygène emprunté à l'atmosphère. Quant au carbone éliminé par le poumon et la peau, il s'est évidemment combiné avec le reste de l'oxygène absorbé par l'animal. La méthode indirecte permet donc de mesurer exactement la quantité d'oxygène emprunté par l'animal à l'atmosphère, et de déterminer dans quelles proportions cet oxygène absorbé s'est partagé entre le carbone et l'hydrogène du sang (1).

Mais la portée de cette méthode est plus grande. C'était la première fois que l'on songait à aborder un problème de physiologie en dressant ainsi le bilan des entrées et des sorties, et en se servant de la balance pour étudier l'*ensemble* même des phénomènes de la nutrition.

(1) Cette méthode a été appliquée par Liebig (*Chimie organique appliquée à la physiologie animale*), et par Barral (*Ann. de chim. et de phys.* (3), t. XXV, p. 129) à l'étude de la statique chimique du corps humain.

Nous verrons plus loin que le problème de la production de la chaleur et de la force, tel que nous le concevons aujourd'hui dans toute son étendue, ne saurait être abordé par une méthode différente.

Mais revenons à la doctrine de la combustion respiratoire. Fortifiée et complétée par les travaux de Boussingault, elle triomphe peu à peu des répugnances des vitalistes et s'impose définitivement. Bien que l'équivalence parfaite entre la chaleur calculée *a priori* d'après l'intensité des phénomènes respiratoires et celle qui est recueillie dans le même temps par le calorimètre, ne soit constatée dans aucune des expériences, cette équivalence est cependant admise en principe. Les deux côtés du phénomène sont, dès lors, fréquemment étudiés à part. Parmi les expérimentateurs, les uns se sont appliqués à déterminer les variations physiologiques des gaz exhalés dans la respiration. Les autres ont observé au calorimètre les quantités de chaleur abandonnées par un être vivant dans des conditions diverses. Ces travaux ont fourni une double série de données fort intéressantes sur lesquelles nous aurons l'occasion de revenir dans la suite.

Citons simplement à cet égard les remarquables recherches de Regnault et Reiset (1), de MM. Andral et Gavarret (2) sur les produits de la respiration, les expériences exécutées avec le grand appareil de Voit et Pettenkofer à Munich. D'autre part, Senator (3), Klebs et

(1) *Ann. de chim. et de phys.* (3), t. XXVI, p. 299.

(2) *Ibid.* (3), t. VIII, p. 129.

(3) *Centralb. f. d. med. Wissensch.*, 1870. Nos 47 et 48; — *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1872, p. 1, et 1874, p. 18.

Sapalski (1) font des déterminations calorimétriques nombreuses sur des animaux. Enfin des expériences de calorimétrie sont faites sur l'homme ou sur les animaux par Scharling (2), Vogel (3), Hirn (4). Les résultats de Scharling et de Vogel sont justiciables de critiques sérieuses, ainsi que l'a montré Rosenthal (5). Nous reviendrons sur les expériences de Hirn, quand nous parlerons de la production du travail mécanique. On doit encore des déterminations calorimétriques nombreuses à Liebermeister, Leyden, Winternitz, Wood (6), et plus récemment à M. Ch. Richet (7) et à M. d'Arsonval (8). Les deux derniers expérimentateurs ont eu simultanément l'idée de se servir, pour mesurer la production de chaleur, de la dilatation de l'air ambiant. Pour mesurer cette dilatation, on peut employer un manomètre (d'Arsonval) ou un siphon à eau (Richet), disposé de telle façon que la moindre augmentation de pression fasse écouler une quantité d'eau égale en volume à la dilatation de l'air.

Si l'on réunit les données fournies par ces diverses

(1) *Würzburger Verhandl.*, III, p. 142, 1872.

(2) Scharling. *Journ. f. prakt. Chem.*; XLVIII, p. 435, 1849.

(3) Vogel. *Arch. d. Ver. f. wiss. Heilk.*, 1864, p. 442.

(4) Hirn. *Exposition analytique et expérimentale de la théorie mécanique de la chaleur*, 3e éd., Paris, 1875.

(5) Rosenthal. *Thierische Wärme*, in *Hermann's Handbuch der Physiol.*, t. IV, 2e partie, p. 368.

(6) Voyez : *Ibid.* p. 367 et Ch. Richet. *Arch. de physiol.* (3e), t. VI, 1885.

(7) Ch. Richet. *Arch. de physiol.*, 1885.

(8) D'Arsonval. *Société de biologie*, 1884 et 1885.

expériences, on voit que la production de chaleur peut être évaluée, par kilogramme et par heure :

	Calories.
Pour un homme adulte.	1,500
Pour un chien	2,500
Pour les lapins et cobayes	6,000

Rappelons d'autre part que, d'après MM. Andral et Gavarret, un adulte brûle en moyenne par heure 11 gr. 2 de carbone.

Ces résultats sont les moyennes de déterminations assez nombreuses. On pourrait s'efforcer, en les rapprochant chez les diverses espèces animales, de prouver que le poids de carbone brûlé varie toujours dans le même sens que la quantité de chaleur produite dans le même temps. Mais nous avons hâte de montrer que ces considérations ont perdu aujourd'hui une partie de leur valeur, puisque, dans l'état actuel de la science, on n'a plus une idée juste et complète des phénomènes de thermogenèse qui se passent dans l'économie animale, si l'on s'en tient à la doctrine de la combustion respiratoire, telle que l'avait conçue Lavoisier. Le problème s'est singulièrement compliqué depuis. Mais, si des notions nouvelles ont fait reculer le but que l'on se croyait près d'atteindre, et remis en question des résultats que l'on considérait comme définitifs, par contre, nous possédons une vue plus claire et plus exacte des principes qui doivent nous guider dans l'étude de la thermogenèse animale.

CHAPITRE III

CONCEPTION ACTUELLE DE LA THERMOGENÈSE ANIMALE

I. — Notions actuelles. Position du problème de la thermogenèse animale.

On a vu que, d'après les expériences de Lavoisier et de ses successeurs, les 9/10 environ de la quantité de chaleur émise par un animal dans un temps donné sont couverts par la chaleur produite dans les combustions respiratoires. Ce résultat, suffisant pour démontrer que la chaleur animale dépend des réactions chimiques qui s'effectuent dans l'organisme, ne saurait être regardé comme la preuve d'une équivalence rigoureuse. Ce qu'il y a d'inexact et d'incomplet dans le problème de la thermogenèse animale, tel que l'avait conçu Lavoisier, et que ses successeurs l'avaient accepté, a été entrevu et signalé en partie, à plusieurs reprises, dans le cours de ces vingt dernières années (1). Mais la véritable position du problème a été donnée par M. Berthelot dans le cours de ses mémorables

(1) Voir notamment Gavarret. *De la chaleur produite par les êtres vivants.* Paris, 1855, p. 279.

recherches de thermochimie (1), et développée dans une série de théorèmes qui sont des conséquences du principe de l'équivalence calorifique des transformations chimiques ou principe de l'état initial et de l'état final.

« Les animaux, dit M. Berthelot, sont le siège d'une multitude de phénomènes chimiques : ils absorbent continuellement de l'oxygène, ils consomment des aliments; d'autre part, ils rejettent au dehors de l'acide carbonique, de l'eau et divers produits excrémentitiels. De tels effets représentent les deux termes extrêmes et opposés de toute une série de métamorphoses chimiques, accomplies dans les tissus des animaux, en partie aux dépens des aliments ingérés, en partie aux dépens des tissus eux-mêmes. Or ces métamorphoses chimiques répondent à de certains effets calorifiques, et plus généralement à de certains travaux moléculaires.

« Que le travail moléculaire des affinités chimiques soit corrélatif avec la somme des travaux extérieurs accomplis par l'animal et des travaux moléculaires représentés par la chaleur que ce même animal produit, c'est ce qui est aujourd'hui généralement admis. Mais pour préciser davantage cette relation, et pour en faire l'application aux divers actes physiologiques, il faudrait connaître le détail exact des réactions qui se succèdent dans le corps des animaux, et celui des quantités de chaleur correspondantes. Jusqu'à ces dernières années, on s'est borné à traiter le problème, comme s'il s'agissait d'une oxydation

(1) Berthelot. *Essai de mécanique chimique fondée sur la thermochimie.* Paris, 1879, p. 89.

effectuée sur les éléments mêmes des principes organiques. »

On se rappelle, en effet, que Lavoisier et ses successeurs calculaient la chaleur produite par un animal en admettant implicitement : 1° Que les phénomènes d'oxydations sont l'unique source de la chaleur animale ; 2° Que la formation de l'acide carbonique et celle de l'eau dégagent la même quantité de chaleur que si elles avaient lieu en partant du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène libres.

« Examinons de plus près les bases de ce calcul. Il part d'une hypothèse inexacte.

« En effet, les animaux ne brûlent pas du carbone et de l'hydrogène libres. D'une part, ils introduisent dans leur corps des aliments, c'est-à-dire des principes organiques très divers, très complexes, et dans lesquels l'état de combinaison des éléments est plus ou moins avancé. D'autre part, les animaux rejettent non seulement de l'acide carbonique, mais aussi de l'eau, de l'urée et d'autres produits excrémentitiels complexes.

« Dès lors, il convient de tenir compte de l'état réel des corps introduits et des corps rejetés ; car c'est la relation chimique entre ces deux ordres de principes qui détermine la quantité de chaleur produite (en supposant d'ailleurs l'état initial et l'état final de l'être vivant identiques).

« Montrons nettement ce dont il s'agit. La chaleur, développée pendant la formation et la vie des êtres organisés, tant animaux que végétaux, peut être, soit mesurée directement, soit calculée. Mais les mesures directes ne

sont praticables que dans les cas où la chaleur développée est considérable ; il est donc essentiel de pouvoir calculer celle-ci à *priori*, tant comme donnée essentielle des études biologiques, que pour contrôler les théories thermochimiques par les résultats des expériences, toutes les fois que celles-ci sont praticables. »

De cet exposé de principes, que nous avons tenu à citer en entier — car il est d'une concision qui défie toute analyse —, il ressort pour nous ces deux faits essentiels :

1° Les phénomènes d'oxydation qui se passent dans l'économie ne sauraient être considérés comme l'unique origine de la chaleur animale. Il se produit chez les êtres vivants bien d'autres réactions chimiques qui peuvent être une source considérable de chaleur. D'une manière générale, toutes les réactions chimiques et tous les changements d'état physique subis par les aliments concourent positivement ou négativement à la production de la chaleur.

2° La chaleur dégagée par un animal pendant une période quelconque de son existence ne saurait donc être calculée *a priori* en tenant compte des seuls phénomènes d'oxydation. Il faut envisager l'ensemble de toutes les modifications chimiques et physiques accomplies, ce qui n'est possible qu'en tenant compte de l'état réel de tous les corps introduits et de tous les corps rejetés pendant cette période (1).

Nous allons tout à l'heure développer successivement

(1) En supposant, d'ailleurs, l'état initial et l'état final de l'être vivant identiques.

ces deux points. L'un aura trait, comme on le voit, aux sources chimiques de la chaleur animale, telles que nous pouvons les considérer aujourd'hui ; l'autre comprendra les règles qui doivent présider au calcul *à priori* de la chaleur produite par un être vivant dans des conditions déterminées.

On voit donc que, depuis Lavoisier, le problème n'a pas essentiellement changé. Lavoisier avait démontré que la chaleur animale est le produit de réactions chimiques, et qu'elle peut être calculée à l'avance, si l'on connaît la nature et la grandeur de ces réactions. A la vérité, nous concevons aujourd'hui autrement et plus complètement la nature de ces réactions. D'autre part, à la lumière de la thermochimie, nous pouvons calculer d'une manière plus précise la chaleur qui doit se produire dans ces conflits chimique. Mais la question fondamentale est restée la même, de telle sorte que l'expérience de Lavoisier, comme l'a dit justement M. Ch. Richet, est placée au seuil de la physiologie générale.

II. — Les réactions chimiques dans l'organisme vivant considérées comme source de chaleur.

On sait que toute réaction chimique absorbe ou dégage de la chaleur. Les combinaisons produites avec dégagement de chaleur sont dites *exothermiques*, et leur décomposition exige qu'on restitue à ces combinaisons, pour les ramener à leurs éléments, une quantité de chaleur précisément égale à la chaleur dégagée au moment de

leur formation. Cette décomposition se fait donc avec absorption de chaleur; elle est *endothermique*. Inversement, il existe des corps qui absorbent de la chaleur au moment de leur formation. Leur production est *endothermique* et leur décomposition *exothermique*.

Les corps formés avec dégagement de chaleur peuvent prendre naissance directement et sans l'intervention d'une énergie étrangère, lorsque leurs éléments sont mis en présence et amenés à leur *point de réaction*, nous voulons dire placés dans les conditions physiques nécessaires à la réaction. Les corps formés avec absorption de chaleur ont, au contraire, besoin d'emprunter cette chaleur à une énergie étrangère, telle que l'énergie électrique, ou l'énergie chimique devenue libre par le fait d'une combinaison exothermique concomitante.

Ces deux espèces de réactions doivent probablement se passer dans l'économie animale. En effet, il est possible que l'énergie devenue libre par le fait d'une combinaison exothermique quelconque se passant dans l'organisme, ne devienne pas libre immédiatement et en totalité. Une partie de cette énergie peut être absorbée par une combinaison endothermique simultanée, et n'être restituée sous forme sensible (chaleur, travail mécanique) qu'ultérieurement par la décomposition exothermique du corps ainsi produit. C'est là une simple hypothèse que nous avançons, mais qui se présente avec un grand degré de vraisemblance. Elle est une raison de plus, parmi beaucoup d'autres, pour prolonger toujours les observations calorimétriques pendant un temps assez grand, pour que la formation de semblables

composés soit à peu près compensée par la décomposition d'autres corps de même nature.

Mais laissons là ce point et voyons quelles sont, en général, les réactions qui s'accomplissent dans l'organisme animal.

On peut d'abord les grouper sous deux grands chefs : les phénomènes de décomposition et les phénomènes de synthèse. Les premiers s'opèrent par oxydation, dédoublement, ou hydratation. Il s'opère aussi dans l'économie des phénomènes de dédoublement avec réduction. Ces divers processus peuvent d'ailleurs se succéder dans la métamorphose régressive d'un même principe immédiat alimentaire. Quant aux phénomènes de synthèse, ils se font surtout par soustraction d'eau. Nous allons considérer chacun de ces points, et nous montrerons quelles sont les données nouvelles que M. Berthelot a introduites dans l'étude de ces divers processus chimiques intra-organiques, considérés comme source de la chaleur animale.

1° *Phénomènes d'oxydation.* — Si l'on envisage d'une manière générale l'état initial et l'état final de nos aliments, c'est-à-dire si l'on compare les ingesta, matières albuminoïdes, hydrocarbonés et corps gras, à l'urée, à l'acide carbonique et à l'eau qui sont les termes ultimes de leur désassimilation, on constate que l'organisme animal a joué évidemment le rôle d'un appareil d'oxydation, vis-à-vis de nos aliments. Ceux-ci, en effet, ont pris naissance dans la plante, par des phénomènes de *réduction*, aux dépens d'éléments purement minéraux et

non combustibles. De là ils passent dans l'économie animale où ils sont détruits, et ce cycle vital se referme par la réapparition des mêmes principes minéraux et non combustibles par lesquels il avait débuté dans la plante. La première moitié de ce cycle est évidemment caractérisée par des phénomènes de réduction. Il en résulte que la seconde, fermant le cycle, est nécessairement, au moins *dans son ensemble*, un processus d'oxydation.

On a vu comment Lavoisier a établi la réalité de ces phénomènes d'oxydation. Sous l'impulsion de ses travaux, la doctrine des combustions organiques se constitue peu à peu. Les oxydations sont considérées comme représentant la plus grande partie des réactions chimiques dans les organismes vivants. L'oxygène introduit par la respiration passe dans le sang et du sang dans les tissus. Il va se fixer ainsi sur toutes les substances oxydables que contient l'organisme, hydrocarbonés, graisses et albuminoïdes, et donne naissance à une série de produits de décomposition qui se retrouvent dans les excrétions et dont les termes ultimes sont représentés par l'eau, l'acide carbonique et l'urée. Dans cette théorie, la vie n'est en réalité qu'une combustion; les oxydations dominent toute la vie animale, et c'est par elles que sont produits la chaleur, le mouvement, l'innervation, en un mot toutes les forces vives de l'organisme.

Quoique les recherches modernes tendent, comme on le verra plus loin, à restreindre la part attribuée aux oxydations dans les phénomènes chimiques intraorganiques, il est impossible de nier leur existence. Il suffit, pour s'en assurer, de comparer l'état initial de nos ali-

ments, à leur état final, c'est-à-dire aux *excreta* que nous restituons au monde végétal. Du reste l'absorption de l'oxygène par le sang et par les tissus le démontre *à priori*. Après avoir essayé de tout expliquer par des phénomènes d'oxydation il ne faudrait pas tomber dans l'extrême opposé, et nier toute combustion intraorganique. La détermination des quantités d'acide carbonique exhalé et d'oxygène absorbé conserve, malgré les restrictions introduites plus haut, une grande importance dans l'étude des mutations de matières qui s'accomplissent dans l'économie et conséquemment dans celle de la thermogenèse animale. Les critiques, dirigées contre les expériences relatives à la combustion respiratoire par M. Sanson (1), ne nous semblent pas ruiner aussi complètement que le pense leur auteur, les résultats des recherches de Voit et Pettenkofer, ni la doctrine des combustions respiratoires. Les expériences dont part M. Sanson sont elles-mêmes passibles d'objections graves, sur lesquelles nous aurons occasion de revenir plus loin.

Certes ces oxydations ne résument pas les phénomènes de mutations de matière, et l'étude des produits de la respiration n'embrasse qu'un côté du phénomène; mais la réalité de ces combustions est mise hors de doute par des faits nombreux. Ainsi nous montrerons plus loin que la formation de beaucoup de principes orga-

(1) Sanson. *Recherches expérimentales sur la respiration pulmonaire chez les grands mammifères domestiques*, in *Journal de l'anat. et de la physiol.*, t. XII, 1876 et *Mémoires sur la source du travail musculaire et sur les prétendues combustions respiratoires*, *Ibid.*, t. XVI, 1880.

niques, la production de la graisse ne peuvent se comprendre sans fixation d'oxygène. Un grand nombre de substances introduites dans le sang par le tube digestif subissent une oxydation et sont éliminées par les urines à l'état de combinaisons plus riches en oxygène. Par exemple les sels à acides végétaux, acides malique, citrique, tartrique, etc... sont éliminés à l'état de carbonates. La benzine se transforme en phénol ; l'aniline, en amidophénol ; le phénol, en hydroquinone ; les sulfites et hyposulfites, en sulfates, etc. La réalité des phénomènes d'oxydation nous semble donc évidente, et leur part dans la production de la chaleur animale doit être considérable. Mais si l'on veut sortir de cette vague appréciation, et essayer de préciser et d'évaluer la part qui revient à ces phénomènes dans la production de la chaleur, la question apparaît hérissée de difficultés. Essayons cependant de montrer quelles sont, à cet égard, les hypothèses les plus plausibles, et surtout quels sont les éléments nouveaux que la thermochimie a introduits dans la question.

Dès 1855, M. le professeur Gavarret (1) avait fait observer que les calculs de Lavoisier et de ses successeurs reposent sur cette hypothèse inadmissible que, dans les combustions respiratoires, le carbone, pour se transformer en acide carbonique, et l'hydrogène, pour former de l'eau, dégagent la même quantité de chaleur que s'ils sont brûlés à l'état libre. Il n'en est évidemment rien, mais il était difficile à cette époque d'émettre à ce sujet

(1) *De la chaleur produite par les êtres vivants*. Paris, 1855, p. 279.

autre chose qu'une critique générale. Les belles recherches de thermochimie de M. Berthelot nous permettent aujourd'hui de préciser davantage.

Les théorèmes énoncés à ce sujet par M. Berthelot sont des conséquences du deuxième principe de thermochimie ou *principe de l'état initial et de l'état final* (1). Nous allons les développer successivement avec les conséquences qui en découlent, et que nous emprunterons presque textuellement au lumineux exposé qu'en a fait M. Berthelot (2).

Il faut remarquer d'abord que, dans nos tissus, les oxydations s'effectuent, non aux dépens de l'oxygène libre, mais aux dépens de l'oxygène déjà combiné à l'hémoglobine des globules. Il y a donc *oxydation indirecte*, et le théorème suivant s'applique immédiatement : *Les oxydations exercées dans les êtres vivants par l'oxygène déjà combiné, ne dégagent pas la même quantité de chaleur que les oxydations par l'oxygène libre ; la différence est égale à la chaleur dégagée (ou absorbée) lors de la première combinaison.*

(1) Ce principe, appelé encore *principe de l'équivalence calorifique des transformations chimiques*, s'énonce ainsi : *Si un système de corps simples ou composés, pris dans des conditions déterminées, éprouve des changements physiques ou chimiques capables de l'amener à un nouvel état, sans donner lieu à aucun effet mécanique extérieur au système, la quantité de chaleur dégagée ou absorbée par l'effet de ces changements dépend uniquement de l'état initial et de l'état final du système. Elle est la même, quelles que soient la nature et la suite des états intermédiaires.*

(2) *Mécanique chimique*, p. 94 et suiv. Voyez aussi : *Mémoires de la Société de biologie*, 1864, p. 155.

Ces oxydations produisent donc en moins toute la chaleur dégagée au moment où l'oxygène a été fixé sur les globules, quantité inconnue, mais qui forme certainement une fraction notable, le dixième peut-être, de la chaleur de combustion totale des aliments opérée par le même poids d'oxygène. Cette chaleur est de l'ordre de grandeur des chaleurs de liquéfaction des gaz, c'est-à-dire que sa valeur la plus probable peut être évaluée (pour $O^2 = 32$ gr. d'oxygène) à 8 ou 10 calories (1). M. Berthelot fait remarquer immédiatement que la chaleur dégagée au moment de la fixation de l'oxygène sur les globules se retrouve dans l'évaluation totale de la chaleur animale, puisque cette première fixation a eu lieu dans l'intérieur du corps. La quantité totale de chaleur dégagée reste donc la même que si l'oxygène libre agissait directement. Mais cette quantité se partage en deux portions fort distinctes par leur localisation : l'une est dégagée au moment du contact du sang avec l'air ; l'autre, au contraire, est développée dans l'épaisseur des tissus, au lieu même des métamorphoses consécutives, voire en plusieurs lieux successifs, si ces métamorphoses ne produisent pas du premier coup une oxydation complète. . . . .

Cette chaleur dégagée dans les poumons n'en surélève pas sensiblement la température, attendu qu'elle est compensée sur place par la chaleur absorbée au moment où l'acide carbonique se dégage sous un volume gazeux à

(1) Les quantités de chaleur seront toujours indiquées en prenant pour unité la *grande calorie*, c'est-à-dire la quantité de chaleur capable de porter de 0° à 1° la température de 1 kilogr. d'eau

peu près égal à celui de l'oxygène absorbé. La dernière quantité avait d'ailleurs été absorbée en plus dans les tissus, sur le lieu même de la réaction préalable qui a formé l'acide carbonique. Ajoutons que l'évaporation de l'eau, si active à la surface de l'épithélium pulmonaire, suffirait amplement à produire la compensation dont il est question et à empêcher toute surélévation de température dans le poumon. Il y a donc là des compensations locales qui peuvent se faire en des endroits très divers, suivant des proportions fractionnées et très inégales. De tels faits montrent combien il faut être réservé dans ses conclusions, quand il s'agit de chercher à déterminer la quantité de chaleur dégagée par une partie seulement de l'organisme. Cette calorimétrie *partielle* introduite en physiologie par Leyden (1) est évidemment très insuffisante.

Les oxydations qui se produisent dans l'économie animale sont donc *indirectes*, puisqu'elles se produisent par l'intermédiaire de l'oxyhémoglobine. Elles peuvent être, en outre, *complètes* ou *incomplètes*.

Etudions successivement ces deux cas : M. Berthelot a montré que, dans *l'oxydation complète* des principes immédiats, pour une même quantité d'acide carbonique produite, la quantité de chaleur développée peut être fort différente selon la nature du principe consommé. Ce fait découle immédiatement du théorème suivant :

L'oxydation totale d'un principe immédiat, au moyen de l'oxygène libre, c'est-à-dire sa transformation intégrale

(1) Leyden. *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* V, p. 273, 1879.

en eau et en acide carbonique, dégage une quantité de chaleur égale à la différence entre la chaleur de combustion de ses éléments et sa propre chaleur de formation, depuis les mêmes éléments.

Ainsi, par exemple, l'oxydation totale de l'alcool de vin, alcool dissous dans une grande quantité d'eau, si on le suppose changé en eau et acide carbonique dissous, dégage pour 46 gr. d'alcool :

+ 199,2 Calories (correspondant à 24 gr. de carbone).
+ 207,0 Calories (correspondant à 6 gr. d'hydrogène).
— 76,5 Calories (correspondant à la formation de l'alcool dissous) ;
Soit en tout : 329,7 calories.

Il résulte de là que la fixation d'un même poids d'oxygène sur un principe immédiat que cet oxygène change entièrement en eau et en acide carbonique, peut dégager des quantités de chaleur fort inégales. Ainsi 16 grammes d'oxygène employés à brûler :

De l'alcool pur (acide carbonique gazeux) dégagent :	+ 53.6 cal.
De l'acide acétique	+ 52,6 —
De l'acide butyrique	+ 50,0 —
De l'acide margarique	+ 52,0 —
De l'acide oxalique	+ 60,0 —
De l'acide formique	+ 70,0 —
De l'oxamide (avec formation d'azote)	+ 39,2 —

On voit donc que, pour *une même quantité d'oxygène absorbé*, les quantités de chaleur produites par une oxydation complète peuvent varier du simple au double.

Il est intéressant de comparer la chaleur produite par

l'oxydation des acides gras, lors de la formation d'une même quantité d'acide carbonique (1) :

Acide formique..........	CH^2O^2	.... CO^2	96 cal.
acétique..........	$\frac{C^2H^4O^2}{2}$	.... CO^2	105
butyrique.	$\frac{C^4H^8O^2}{4}$	.... CO^2	124
valérique..........	$\frac{C^5H^{10}O^2}{5}$	.... CO^2	131
margarique........	$\frac{C^{16}H^{32}O^2}{16}$	.... CO^2	149
stéarique.........	$\frac{C^{18}H^{36}O^2}{18}$	.... CO^2	153

Ces nombres montrent que, dans la série des acides gras, l'oxydation, en donnant naissance à *une même quantité d'acide carbonique*, produit des quantités de chaleur de plus en plus considérables, à mesure que le poids moléculaire s'élève. Cet effet résulte de la proportion décroissante (comme poids absolu) de l'oxygène, et de l'accumulation de l'hydrogène. Les chiffres précédents sont relatifs, les uns à *une même quantité d'oxygène fixé*, les autres à la *formation d'une même quantité d'acide carbonique* : ils montrent toute l'importance de la combustion de l'hydrogène. Voici quelques exemples plus directs, en tant que relatifs à la *formation d'une même quantité d'eau* (H^2O=18 gr.)(1).

Hydrogène..............	H^2	H^2O	dégage	69 cal.
L'alcool................	$\frac{C^2H^6O}{3}$	H^2O	—	107

(1) Berthelot. *Mémoire sur la chaleur animale*, in *Mémoires de la Société de biologie*, 1864.

L'acide formique.......	CH^2O^2	H^2O	—	96
— acétique........	$\frac{C^2H^4O^2}{2}$	H^2O	—	105
— stéarique........	$\frac{C^{18}H^{36}O^2}{18}$	H^2O	—	158

Ces nombres divers résultent de la combustion simultanée du carbone.

Il est un cas plus intéressant encore parce qu'il se rapproche des conditions de la respiration animale, et réciproquement de celles de la respiration végétale.

Il peut y avoir production d'un *volume d'acide carbonique égal au volume de l'oxygène absorbé.*

Voici divers exemples (1), ayant trait toujours comme les précédents à des oxydations complètes :

Carbone..........	$C+O^2$	CO^2 produit	94	cal.
Cyanogène.......	$\frac{C^2Az^2+O^4}{2}$	CO^2	—	135	—
Acide acétique....	$\frac{C^2H^4O^2}{2}$	CO^2	—	105	—
Glucose.........	$\frac{C^6H^{12}O^6}{6}$	CO^2	—	121	—

On voit que le carbone est ici le corps qui produit le moins de chaleur en formant un volume d'acide carbonique égal à celui de l'oxygène absorbé. La glucose, c'est-à-dire le type des hydrates de carbone si répandus dans l'alimentation, produit un tiers en plus de chaleur.

Passons maintenant à l'étude thermique des *oxydations incomplètes,* c'est-à-dire de celles qui n'aboutissent pas à l'eau et à l'acide carbonique :

(1) *Ibid.*, p. 166.

L'oxydation incomplète d'un principe immédiat par l'oxygène libre dégage une quantité de chaleur égale à la différence entre la chaleur de combustion du principe et celle des produits actuels de sa transformation.

Si nous appliquons ce théorème à l'étude des chaleurs résultant de l'oxydation incomplète de divers principes immédiats, nous sommes conduits aux résultats suivants, qui sont d'une application immédiate dans l'étude de la chaleur animale. Considérons successivement, comme pour les oxydations complètes, la fixation d'un même volume d'oxygène, la production d'une même quantité d'acide carbonique, ou d'une même quantité d'eau. Montrons que dans ces trois cas, malgré la similitude extérieure du phénomène, les quantités de chaleur produites peuvent être fort inégales.

Un même atome d'oxygène fixé sur le carbone ($C = 12$ gr.), pour former de l'oxyde de carbone CO, dégage 25 cal.

Sur le gaz des marais CH^4, pour former de l'alcool méthylique, dégage 40 cal. Dans cette réaction, il n'y a point formation d'eau.

Sur l'alcool, pour former de l'aldéhyde (avec formation d'eau), dégage 55 cal.

Lorsqu'on oxyde des corps homologues de plus en plus condensés, les quantités de chaleur dégagées au début de l'oxydation par *les mêmes quantités d'oxygène fixées* sont d'autant plus considérables que le poids moléculaire est plus élevé. En effet :

Alcool méthylique.....	CH^4O	+ O^2	dégage	2 × 37	cal.
— ordinaire........	C^2H^6O	+ O^2	—	2 × 53	—
— amylique........	$C^5H^{12}O$	+ O^2	—	2 × 65	—
— éthalique........	$C^{16}H^{34}O$	+ O^2	—	2 × 90	—

Ainsi *une même quantité d'oxygène*, en se fixant sur des corps tels que les alcools pour les transformer en acides correspondants, dégage des quantités de chaleur qui varient du simple au double, et même au delà.

Le dernier chiffre, qui répond à l'oxydation d'un corps gras véritable, est presque double de celui qui répond au carbone libre. C'est un fait fort intéressant, en raison de la présence des corps gras dans l'économie.

Ceci ne s'applique d'ailleurs qu'à la fixation des premiers atomes d'oxygène, lesquels ne changent pas le nombre d'atomes de carbone contenu dans une molécule du composé résultant.

Il en serait autrement, s'il y avait combustion complète du carbone, c'est-à-dire transformation totale du composé en eau et en acide carbonique. Dans cette circonstance, les divers corps d'une même série dégagent tous à peu près la même quantité de chaleur, pour une même quantité d'oxygène fixé.

Ainsi pour une même quantité d'oxygène fixé, et dans une combustion commençante, les divers acides gras dégagent des quantités de chaleur fort différentes, contrairement a ce qui arrive dans leur oxydation complète.

L'oxydation incomplète de composés divers avec élimination de *quantités égales d'eau et d'acide carbonique* peut correspondre également à des quantités de chaleurs produites fort différentes. Ainsi, pour une même quantité

d'acide carbonique et d'eau ($CO^2 + H^2O$) mise en liberté dans l'oxydation incomplète des acides gras avec production progressive des homologues inférieurs, la quantité de chaleur va en décroissant depuis les acides gras proprement dits jusqu'à l'acide acétique et l'acide formique.

La transformation de l'acide stéarique $C^{18}H^{36}O^2$ en acide margarique $C^{16}H^{32}O^2$ produit 2 CO^2 et 2 H^2O^2 et dégage 2 × 187 calories.

Celle de l'acide margarique $C^{16}H^{32}O^2$ en acide butyrique $C^4H^8O^2$ produit 12 CO^2 et 12 H^2O et dégage 12 × 156 calories.

Celle de l'acide butyrique en acide acétique $C^2H^4O^2$ produit 2 CO^2 + 2 H^2O et dégage 2 × 143 calories.

Enfin celle de l'acide acétique en acide formique CH^2O^2 produit CO^2 + H^2O et dégage 114 calories.

Donc pour une même quantité d'acide carbonique (CO^2) et d'eau (H^2O) produite, le passage de l'acide stéarique à l'acide margarique dégage. . . 187 cal.

De l'acide margarique à l'acide butyrique 156 —

De l'acide butyrique à l'acide acétique. . 143 —

De l'acide acétique à l'acide formique. . 114 —

Dans les oxydations incomplètes, il peut y avoir, comme dans les oxydations complètes, production d'un volume d'acide carbonique égal au volume de l'oxygène absorbé, par suite d'un phénomène de compensation entre deux réactions indépendantes. En effet diverses réactions peuvent absorber de l'oxygène sans développer d'acide carbonique, la formation des aldéhydes au

moyen des alcools, par exemple, tandis que d'autres réactions peuvent dégager de l'acide carbonique sans absorber d'oxygène (décomposition par la chaleur des acides formique, acétique; fermentations, etc.).

Deux actions de ce genre peuvent évidemment coexister chez un être vivant et donner lieu à une compensation apparente, l'une de ces actions absorbant autant d'oxygène libre que l'autre action produit d'acide carbonique. On conçoit également qu'entre deux actions inégales, absorbant toutes deux de l'oxygène et produisant toutes deux de l'acide carbonique, il se produise une compensation. Il serait facile d'en citer des exemples. Or, dans cette circonstance, la chaleur dégagée par la résultante des deux phénomènes peut être beaucoup plus variable que dans le cas d'une oxydation produisant directement de l'acide carbonique (1).

Ainsi 32 gr. d'oxygène O^2 *absorbés* par le carbone en présence de l'eau, avec production de l'acide formique $O^2 + 2\,(C + H^2O) = 2\,CH^2O^2$ paraît absorber.	4 cal.
L'acide carbonique CO^2 *dégagé* au même moment par l'acide oxalique 1/2 $C^2H^2O^4$ absorberait.	7,5
Chaleur absorbée.	11,5 cal.

Au contraire, 32 gr. d'oxygène O^4 *absorbé* par l'alcool éthalique, c'est-à-dire par un corps gras, avec formation d'acide margarique dé-

(1) Berthelot. *Mém. de la Société de biologie*, 1864, p. 169.

gage . . . . 180 cal.

Tandis que l'acide carbonique CO^2 *dégagé* au même moment par la fermentation de la glucose donnerait 35

Total . . . . 215 cal.

Ce chiffre est plus que le double de celui qui répond à la combustion complète du carbone.

M. Berthelot a fait voir immédiatement combien cet exemple est intéressant au point de vue physiologique, car il porte sur des corps comparables à ceux qui entrent dans l'alimentation. En effet, on vient de montrer qu'un corps gras et un hydrate de carbone réunis, c'est-à-dire deux corps de l'ordre des aliments, peuvent dégager environ 215 calories, en fixant 32 gr. d'oxygène. Or, si la même quantité d'oxygène avait été employée à brûler complètement une portion du même corps gras, au lieu de lui faire subir seulement un commencement d'oxydation, et sans que l'hydrate de carbone fût altéré, elle aurait dégagé seulement 106 calories, c'est-à-dire la moitié du chiffre précédent. On voit donc qu'avec un même système d'aliments et une même consommation d'oxygène, la chaleur produite peut varier du simple au double.

Il ne paraît guère douteux que des effets du genre de ceux que l'on vient d'exposer ne doivent se présenter fréquemment dans les phénomènes de la nutrition et de la respiration. Des réactions du même ordre peuvent se développer aux dépens des matériaux mêmes qui constituent les tissus de l'animal. Suivant la direction que prendront les phénomènes chimiques dans l'épaisseur des tissus sous l'influence des agents physiologiques et particulière-

ment du système nerveux, on pourra donc observer des productions de chaleur, tantôt locales, tantôt générales, très inégales, sans que la proportion d'oxygène consommé dans les actes respiratoires éprouve de changement, et parfois même sans variation de la quantité d'acide carbonique exhalé.

Ces considérations montrent combien la méthode, d'après laquelle Lavoisier, Dulong et Despretz, etc. calculaient la chaleur produite dans les combustions respiratoires, était peu exacte dans la plupart des cas. Il est facile de s'en rendre compte. Il suffit de calculer, d'une part, la chaleur de combustion totale des acides gras par exemple, en s'appuyant sur le théorème énoncé page 51, d'autre part de faire ce même calcul à la manière de Dulong et Despretz en partant des volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis pendant cette oxydation. On regardera l'oxygène comme employé à brûler du carbone, dont le poids répond à celui de l'acide carbonique trouvé, et de l'hydrogène, dont le poids est supposé proportionnel à l'excès de volume de l'oxygène consommé sur l'acide carbonique produit.

Prenons pour exemple de ce calcul la combustion totale de l'acide butyrique, en acide carbonique et eau. La chaleur de combustion d'une molécule d'acide butyrique, est de 500 calories. D'autre part, ce corps absorbe pour sa combustion totale cinq molécules d'oxygène ($5\ O^2 = 10$ volumes) et dégage quatre molécules d'acide carbonique ($4\ CO^2 = 8$ volumes). En raisonnant d'après Lavoisier, nous dirons que sur 10 volumes d'oxygène absorbé, il en est reparu 8 volumes sous forme

d'acide carbonique ; la différence, soit 2 volumes, a servi à produire de l'eau. La chaleur produite est donc celle de :

$4\ CO^2$	=	4×94	=	376 cal.
$2\ H^2O$	=	2×69	=	138 »
		TOTAL........		514 »

En appliquant ce calcul aux divers acides homologues, depuis l'acide formique et l'acide acétique jusqu'à l'acide stéarique, on trouve que les acides gras, à partir de l'acide butyrique $C^4H^8O^2$ jusqu'à l'acide stéarique $C^{18}H^{36}O^2$, dégagent un peu moins de chaleur que celle qui répondrait à l'oxygène consommé et à l'acide carbonique produit. D'après le calcul précédent, la différence varie entre 2 et 3 0/0, c'est-à-dire qu'elle est à peu près égale à celle qui existe entre la chaleur de combustion des éléments $C + H^2$ ($94 + 69 = 163$ calories) et la chaleur moyenne de combustion de la différence homologue CH^2 (155 calories). Dans ce cas, l'acide carbonique produit se rapproche des deux tiers du volume de l'oxygène consommé, rapport voisin de celui qui a été trouvé par Regnault pour les animaux nourris avec de la viande et pour le chien nourri avec de la graisse. Rappelons ici ces résultats de Regnault ; les chiffres représentent le rapport de l'oxygène contenu dans l'acide carbonique exhalé à l'oxygène total absorbé.

Chez le lapin....	Nourri avec des carottes et autres plantes fraîches..............................	0.919
	Nourri avec du pain et de l'avoine.......	0.997
Chez le chien....	Nourri avec du pain et des eaux grasses.	0.928
	Nourri avec de la viande crue...........	0.745
	Nourri avec de la graisse de mouton....	0.694

Chez la poule....	Nourrie avec du grain..................	0.927
	Nourrie avec du pain..................	0.976
	Nourrie avec de la viande..............	0.677

Au contraire, l'acide formique et l'acide acétique donnent un notable excès de chaleur. Cet excès est plus grand encore dans la combustion du sucre, qui répond, en outre, à cette condition, à savoir qu'il y a égalité de volume entre l'oxygène consommé par la combustion totale du sucre et l'acide carbonique qui en résulte. Or, cette seconde condition s'est trouvée sensiblement réalisée dans la respiration du lapin, du chien et de la poule nourris d'aliments consistant surtout en hydrates de carbone, comparables au sucre.

On obtient également un excès de chaleur dans la combustion des corps peu hydrogénés, tels que l'acide formique déjà cité, l'acide oxalique, le phénol, c'est-à-dire que la vraie chaleur de combustion de ces corps surpasse celle que l'on aurait calculée d'après la méthode de Dulong et Despretz, en tenant compte de l'oxygène absorbé et de l'acide carbonique dégagé. Le même excès s'observe avec le cyanogène et l'acide cyanhydrique.

Ce double résultat paraîtra fort important, si l'on considère que les matières albuminoïdes, c'est-à-dire toute une classe d'aliments, sont précisément des corps dans lesquels le carbone l'emporte de beaucoup sur l'hydrogène, et qui contiennent de l'azote.

On voit par là comment la chaleur produite dans les expériences de Dulong et Despretz, chaleur qui excède d'un dixième environ celle de la combustion des éléments, peut être expliquée par la nature des aliments.

Si l'on compare la puissance calorifique des divers groupes de composés organiques, en tenant compte seulement de l'oxygène consommé et de l'acide carbonique produit par leur combustion complète, on arrive à une opposition singulière entre les corps gras à poids moléculaire élevé et les corps peu hydrogénés et à poids moléculaire faible. Sous le même poids les corps gras proprement dits développent plus de chaleur, parce qu'ils consomment plus d'oxygène. Mais pour un même rapport entre l'acide carbonique et l'oxygène et plus généralement pour une même quantité d'oxygène consommé, l'avantage est tout entier en faveur des corps peu hydrogénés, tels que les sucres, l'acide formique, l'acide acétique, l'acide cyanhydrique. Les corps gras fournissent une quantité de chaleur moindre que leurs éléments combustibles, tandis que les autres composés fournissent une quantité de chaleur plus considérable, l'hydrogène et l'oxygène qu'ils renferment étant supposés avoir dégagé à l'avance la même quantité de chaleur que s'ils étaient sous forme d'eau. . . . .

Tous ces faits démontrent combien le calcul des quantités de chaleur résultant des combustions respiratoires est chose délicate, et combien la simple considération des volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique exhalé est insuffisante. Mais laissons là ces considérations et leur application aux études de nutrition et de calorification. Nous les reprendrons plus loin, quand nous aurons achevé l'exposé des notions nouvelles que la thermochimie a introduites dans la question.

Nous venons d'exposer les particularités que peut pré-

senter l'oxydation complète ou incomplète des matières grasses ou hydrocarbonées. Quant à l'oxydation des matières azotées et spécialement des substances albuminoïdes, l'étude approfondie de cette réaction conduirait certainement à des constatations thermiques du même genre et d'un égal intérêt. Mais on ne possède jusqu'à présent aucune donnée à cet égard. D'ailleurs on n'envisage plus aujourd'hui la désassimilation de ces matières dans l'économie comme se faisant par une série d'oxydations qui aboutissent finalement à l'urée. Cette notion qui s'était constituée sous l'impulsion des travaux de Lavoisier et conformément à la doctrine des combustions respiratoires, semblait avoir trouvé une base sérieuse dans les travaux de Béchamp (1) sur la production de l'urée dans l'oxydation de l'albumine par le permanganate de potasse. On sait les polémiques ardentes que cette question a soulevées en Allemagne (2) et l'état d'incertitude dans laquelle elle est restée. D'autre part, les travaux de M. Schützenberger sur la décomposition des matières albuminoïdes par l'hydrate de baryte et l'eau, à une température élevée, ont montré que c'est par des phénomènes d'hydratation et de dédoublement que doit s'expliquer probablement la métamorphose régressive des matières protéiques, bien plus que par des réac-

(1) *Ann. de chim. et de phys.* (3), t. 48, 1856, et *Comptes rendus*, t. 70, p. 866.

(2) Voyez : O.Lœw. *Ueber die Oxydation der Albuminate zu Harnstoff*, in *Journal f. prakt. Chem.* 1870 (1), t. 2, p. 289. — Tappeiner. *Ueber die Zersetzung des Eiwesses durch übermangansaures Kali. Ibid.* (1), t. 4, p. 408, 1871. — Stædeler. *Ibid*, t. 72, p. 251, 1857.

tions de pure oxydation. D'ailleurs, la production dans l'économie de matières azotées telles que l'acide urique, que l'on considérait unanimement, il y a une vingtaine d'années encore, comme des *produits vers l'urée* et résultant d'une oxydation incomplète, s'explique difficilement de cette manière. Les essais de Senator (1), de Fränkel (2) sur des chiens dont la respiration est rendue insuffisante, et surtout la présence presque exclusive de l'acide urique dans l'urine des oiseaux dont la respiration et la calorification sont si actives confirment cette manière de voir.

Il est donc probable que les matières protéiques se désassimilent autrement que par oxydation. Dans tous les cas, l'oxydation n'intervient que secondairement. D'autres réactions chimiques doivent être invoquées, en effet, pour expliquer leur décomposition et leur rôle dans la thermogenèse. C'est ce que nous allons montrer dans un instant.

Avant de quitter l'étude des oxydations intra-organiques considérées comme sources de chaleur, il convient de dire un mot du mécanisme de ces oxydations.

Quand on examine, en effet, ce mécanisme, on est arrêté par une difficulté. Lorsque ces oxydations se produisent dans nos laboratoires et donnent naissance aux produits qu'on rencontre dans l'organisme, elles ne s'effectuent que sous l'influence d'oxydants très énergiques ou de températures très élevées incompatibles avec la vie. Dans l'organisme au contraire ces réactions s'accomplis-

(1) Senator. *Arch. für path. Anat.* t. XLII, p. 35.
(2) Fränkel. *Ibid.*, t. LXVII, p. 1.

sent à la température du corps. Il ne peut être question évidemment d'une action spécifique, vitale, différente des actions chimiques ordinaires. Mais si tous les physiologistes sont aujourd'hui d'accord là-dessus, il n'en est plus de même de l'interprétation des faits.

M. Chevreul a fait ressortir déjà, au commencement de ce siècle, dans le cours de ses recherches sur les matières colorantes, l'influence qu'exerce un milieu alcalin sur les phénomènes d'oxydation. Or, le sang est un tel milieu. Gorup-Besanez a essayé de démontrer, en outre, que l'oxygène se trouve dans le sang à l'état d'ozone, ce qui aurait fourni une explication facile des oxydations intra-organiques. Ainsi, dans ces conditions, la graisse, la glucose, la plupart des acides organiques sont facilement décomposés. Mais Hoppe-Seyler (1) a démontré de la manière la plus décisive que le sang ne peut contenir d'ozone, puisqu'il suffit d'introduire quelques bulles d'air ozonisé dans du sang pour provoquer aussitôt la transformation de l'oxyhémoglobine en méthémoglobine. Or ce dernier corps fait totalement défaut dans le sang normal. C'est dans des processus fermentatifs que Hoppe-Seyler a cherché l'explication des phénomènes d'oxydation. De tels processus pourraient, d'après lui, produire de l'oxygène naissant, susceptible d'opérer des oxydations énergiques. On reviendra sur ce point quand il sera question des fermentations, considérées comme source de chaleur dans l'organisme.

2° *Hydratations et déshydratations.*— Les phénomènes

(1) Hoppe-Seyler. *Physiolog. Chemie*, p. 614. Berlin, 1877-1881.

d'hydratation et de déshydratation ont été généralement négligés dans les considérations relatives à la chaleur animale. Celle-ci était exclusivement attribuée, comme on l'a vu, aux phénomènes d'oxydation. C'est encore M. Berthelot qui, le premier, a appelé l'attention sur ce genre de réactions, et qui a montré qu'une quantité notable de chaleur peut prendre naissance dans un être vivant aux dépens de ses aliments et par des hydratations ou déshydratations, indépendantes de toute espèce d'oxydation proprement dite. Le phénomène peut se produire sans qu'il y ait ni oxygène absorbé, ni acide carbonique produit. Voici d'abord quelques chiffres à cet égard. On montrera ensuite qu'ils sont applicables au problème qui nous occupe.

La fixation des éléments de l'eau répond à un dégagement de chaleur dans la formation de

L'alcool ordinaire..... $C^2H^4 + H^2O$........... 13 cal.
L'alcool amylique..... $C^5H^{10} + H^2O$........... 16 —

Au contraire, il y a absorption de chaleur lorsque le formiate d'ammoniaque se produit avec l'acide cyanhydrique.

Il y a également dégagement de chaleur, lorsque l'eau se fixe sur les éthers pour reproduire l'alcool et l'acide générateurs ; ce dégagement n'est pas moindre de 3 ou 4 centièmes de la chaleur de combustion totale de ces éthers. Il est probable que le même résultat est applicable à l'hydratation des corps gras neutres et à leur dédoublement en acides gras et en glycérine, comme aussi au dédoublement des saccharoses en deux molécules de glucoses.

Les amides dégagent de même de la chaleur en fixant les éléments de l'eau pour se transformer en sels ammoniacaux.

Réciproquement la formation de l'eau en nature, aux dépens des composés organiques préexistants et sans l'intervention de l'oxygène libre, donne lieu à *une absorption de chaleur*, lors de la formation des divers éthers que nous avons cités tout à l'heure. Il en est probablement de même lors de la formation des corps gras neutres au moyen des acides gras et de la glycérine. Cette formation de l'eau libre répond, au contraire, à un *dégagement de chaleur* dans la décomposition de divers sels ammoniacaux, tels que le nitrite d'ammoniaque, et, sans doute, plusieurs autres; dans le dédoublement des éthers nitriques, chlorhydriques, de l'acide éthylsulfurique, des éthers formiques, etc.

Ces considérations sont essentielles au point de vue de la chaleur animale, car la plupart des substances alimentaires sont capables de donner lieu à des phénomènes d'hydratation ou de déshydratation.

Considérons successivement les trois catégories d'aliments simples.

Les substances grasses subissent sous l'influence du suc pancréatique, et par fixation d'eau, un dédoublement en acides gras libres et en glycérine. A la vérité, ce dédoublement ne semble pas jouer un rôle bien important dans la digestion des corps gras, dont la majeure partie s'absorbe en nature, grâce au phénomène physique de l'émulsion. D'autre part, le sang de la veine porte ou le chyle du canal thoracique ne contiennent que très peu de

savons; d'où l'on peut conclure que cette saponification des corps gras par *déshydratation* doit être suivie d'une hydratation inverse qui a pour effet de régénérer les corps gras neutres. Et, de fait, Perewoznikoff (1) a trouvé l'épithélium intestinal et les chylifères, gorgés de gouttelettes de graisses neutres, chez des animaux dans l'intestin desquels on avait injecté un mélange de glycérine et de savon. Il y a donc, au point de vue thermique, compensation entre ces deux phénomènes, mais l'exemple n'en est pas moins topique et bien fait pour montrer quelle peut être l'énergie des réactions d'hydratation ou de déshydratation que l'organisme est capable d'effectuer

Les hydrates de carbone donnent lieu à des remarques analogues. La digestion de la plupart d'entre eux a pour condition préalable une hydratation. Ainsi l'amidon, la dextrine sont transformés par la salive et le suc pancréatique en glucose ou, plus exactement, d'après Musculus, Mering, Gruber (2), en maltose et en glucose, par suite d'une fixation d'eau. On sait que des recherches récentes ont établi la digestibilité, par les grands ruminants, de la cellulose (3) dont on connaît la résistance assez grande à l'hydratation. La chaleur dégagée par l'hydratation de la cellulose est assez notable pour que, dans les expériences de statique chimique de la nutrition des herbivores, on

(1) Perewoznikoff. *Centralblatt f. die med. Wissensch.*, 1876, nº 48.

(2) Voyez *Journ. de pharm. et chim.* (3), XXXVII, 1860.— *Zeitschr. f. physiol. Chemie*, II, p. 177, 1878, et *Maly's Jahresb.*, VIII, p. 49, 1878.

(3) Hofmeister. *Verdaut das Pferd Pflanzenfaser?* in *Landw. Vers-Stat.*, t. VII, 1865, et t. VIII, 1866.

soit obligé de la faire entrer en ligne de compte (1). Elle est de 149 cal. pour $C^6H^{12}O^6 = 180$ gr.

Les corps du groupe saccharose subissent également dans la digestion une hydratation qui les dédouble en deux molécules de glucose. Kunkel (2) a pu constater directement que cette transformation s'accompagne d'un dégagement de chaleur.

Inversement, les hydrates de carbone peuvent subir dans l'économie des déshydratations. L'expérience montre qu'une alimentation riche en glucose, ou en matières amylacées que la digestion transforme en glucose, augmente la proportion de matière glycogène du foie. Or cette dernière ne peut résulter évidemment que de la déshydratation du glucose. Le glycogène repasse du reste par un phénomène inverse à l'état de glucose, sous l'influence du ferment diastatique du foie.

D'une manière générale, ces phénomènes d'hydratation sont sous la dépendance de ferments solubles. On reviendra tout à l'heure sur ce point.

Les matières albuminoïdes subissent également dans l'organisme des phénomènes d'hydratation qui semblent jouer dans la désassimilation de ces substances, et par conséquent dans la thermogenèse, un rôle important. Il semble bien démontré aujourd'hui que déjà le premier stade de leur assimilation, nous voulons dire leur digestion avec transformation en peptone, est un phénomène d'hy-

(1) Voyez Grandeau et Leclerc. *Etudes expérimentales sur l'alimentation du cheval de trait.* Paris, 1882-1883, p. 192.

(2) Kunkel. *Pflüger's Arch. f. d. gesammte Physiol.*, t. XX, p. 509.

dratation, comme l'ont montré Henninger (1), Hofmeister (2). Maly (3) a essayé de déterminer directement le signe thermique de cette réaction. Il a étudié la digestion peptique de la fibrine et parallèlement la saccharification de l'empois d'amidon par la salive, et il a observé une absorption assez notable de chaleur, phénomène qu'il rapporte avec raison au changement d'état physique des aliments digérés. Il est probable que l'hydratation de ces substances produit au contraire de la chaleur.

Cette réaction est immédiatement compensée par une réaction inverse de déshydratation, qui s'accomplit pendant le passage des peptones à travers la muqueuse intestinale. Wassermann (4) a démontré, en effet, que, chez un chien en pleine digestion, le sang de la veine porte ne contient pas trace de peptones. Il y aurait donc ici compensation au point de vue thermique. Mais poursuivons les matières albuminoïdes dans leurs transformations ultérieures.

Les remarquables recherches de M. Schützenberger (5) ont montré que la décomposition des matières albuminoïdes par l'hydrate de baryte et l'eau à une température élevée, donne naissance à une série de produits, parmi lesquels figurent surtout des acides amidés (tyrosine,

(1) Henninger. *De la nature et du rôle physiologique des peptones*, Paris, 1878.

(2) Hofmeister. *Maly's Jahresb.*, VIII, 1878.

(3) Maly. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, t. XXII, p. III, 1880.

(4) Wassermann. *De la peptonurie et sur quelques points de la physiologie des peptones*. Th. Paris, 1885, p. 54.

(5) Schützenberger. *Ann. de chim. et de phys.* (5), t. XVI, p. 289.

leucine, butalanine, alanine, etc.). Or, un grand nombre de ces corps ou leurs analogues se retrouvent dans l'organisme animal, et il est permis d'admettre qu'ils dérivent des matières albuminoïdes par un processus d'hydratation analogue. D'ailleurs MM. Gautier (1) et Etard ont montré, d'une part, que la destruction bactérienne des matières albuminoïdes consiste essentiellement en un processus d'hydratations successives et de dédoublements, et qu'elle aboutit à peu près aux mêmes termes que l'hydratation par la baryte. D'autre part, M. le professeur Gautier (2) a démontré que la vie intime d'une partie de nos cellules est semblable, par la façon dont les cellules assimilent et désassimilent la matière organique, à la vie des ferments bactériens. Nous retrouvons là les mêmes produits que dans la putréfaction bactérienne des matières albuminoïdes, et conséquemment le même processus d'hydratation. Cette désassimilation des matières albuminoïdes se termine peut-être par un phénomène inverse de déshydratation. En effet, un certain nombre de physiologistes admettent aujourd'hui que la simplification moléculaire des matières albuminoïdes va jusqu'aux termes ultimes, acide carbonique et ammoniaque, et que la production de l'urée n'est qu'un épiphénomène, et le résultat d'une synthèse ultérieure. Il se formerait, par la réaction réciproque de ces deux éléments, soit du carbonate d'ammoniaque (3), soit du carbamate

(1) In *Dictionnaire de Würtz.;* Suppl., art. *Putréfaction.*
(2) *Bulletins de l'Acad. de méd.*, 1885.
(3) Schmiedeberg. *Arch. f. experim. Path.*, t. VIII, p. 1.

d'ammoniaque (1) qu'une déshydratation ultérieure transformerait en urée.

L'hydratation, accompagnée de dédoublements successifs semble donc être un mode très général de désassimilation des matières albuminoïdes, c'est-à-dire de toute une classe d'aliments, et constitue, par conséquent, une des sources importantes de la chaleur animale.

Du reste, on s'accorde généralement à considérer le rôle de l'eau dans l'économie comme beaucoup plus important qu'on ne l'avait cru jadis. Une partie de l'eau imbibe et pénètre nos tissus d'une manière purement physique. Mais une autre portion est combinée avec eux ou avec leurs principes constituants, et produit avec ceux-ci des hydrates ou des séries d'hydrates qui se forment ou se dissocient suivant les conditions physiologiques. L'existence de ces hydrates est démontrée par une foule d'observations. Il y a plus de vingt ans, M. le professeur Gautier avait remarqué qu'en soustrayant à une solution aqueuse d'albumine l'eau qu'elle contient, par des congélations répétées, on arrive finalement à un composé d'eau et d'albumine qui se congèle en masse, comme une sorte de cryohydrate. D'autre part, il est facile de s'assurer que la dessiccation d'un tissu frais ne progresse pas comme le ferait celle d'une éponge imbibée d'eau. M. R. Dubois qui a développé cet ordre d'idées dans ces derniers temps, a montré, par exemple, que des œufs de couleuvre fécondés se dessèchent beaucoup moins vite que

(1) Drechsel. *Journ. f. prakt. Chem.* (2), t. XII, p. 417, et Garnier. *Société de biologie*, 21 mai 1886.

des œufs non fécondés (1). L'action d'un certain nombre de corps en vapeur (2) (chloroforme, benzine, etc.) sur les tissus végétaux plaide également en faveur de l'existence d'hydrates définis dans ces tissus.

Or, on sait combien l'étude des chaleurs de formation des hydrates a été féconde en thermochimie. Ces chaleurs sont souvent considérables et suffisent pour renverser absolument le sens d'un grand nombre de réactions (3). Il n'est pas douteux que la formation et la dissociation de semblables hydrates ne jouent un grand rôle dans l'ensemble des réactions chimiques de l'organisme et des phénomènes de chaleur qui en sont la conséquence.

L'importance de ces phénomènes nous semble donc bien démontrée. Le côté quantitatif du phénomène, en ce qui concerne les réactions que nous venons de signaler, est beaucoup moins bien connu. Voici quels sont, d'après M. Berthelot, les théorèmes fondamentaux qui doivent servir de base à de semblables déterminations.

Le théorème relatif aux hydratations s'énonce ainsi qu'il suit :

Lorsque l'eau se fixe sur un principe immédiat, la chaleur dégagée ou absorbée est égale à la différence entre la chaleur de formation de ce principe et celle des composés résultants, diminuée de la chaleur de formation de l'eau.

Voici le théorème relatif aux déshydratations :

Lorsque l'eau s'élimine aux dépens d'un système de

(1) *Bulletin de la Soc. de biologie*, 1884.

(2) R. Dubois. *Comptes rendus*, 7 juin 1886.

(3) Voyez Berthelot. *Mécanique chimique*, t. II, p. 165, 170, 171, 509, 559, etc.

deux principes organiques, ou même d'un principe unique, la chaleur absorbée ou dégagée est la différence entre la chaleur de formation du système initial par les éléments et celle du système final, accrue de la chaleur de formation de l'eau.

Ce théorème est le réciproque du précédent. Ainsi la formation du glucose à partir des éléments dégage moins de chaleur que celle d'un poids équivalent de cellulose : d'où il suit que la transformation de la cellulose en glucose par hydratation dégage de la chaleur (+ 149 calories pour $C^6H^{12}O^6 = 180^{gr}$.)

3° *Dédoublements.* — Le dédoublement, dans son acception la plus simple signifie, la séparation d'une substance organique en deux ou plusieurs composés dont la somme représente exactement la substance primitive. La déshydratation simple n'est qu'une forme de dédoublement. Ainsi, sous l'action des acides étendus, la créatine se change en créatinine et en eau. Il peut y avoir à la fois dédoublement et hydratation ou déshydratation. Dans le premier cas rentre, par exemple, le dédoublement par hydratation des matières albuminoïdes.

La dissociation est un cas particulier de dédoublement. La dissociation de l'oxyhémoglobine, au contact des tissus, en oxygène et en hémoglobine rentre, comme on sait, dans cet ordre de phénomènes. On sait, grâce aux patientes recherches de M. Berthelot, que la plupart des sels en dissolution subissent sous l'action de l'eau une décomposition, une dissociation en acide d'une part et en base de l'autre. Cette dissociation est surtout sensible

pour les sels à acide faible. C'est même ce phénomène qui fournit la définition scientifique de l'acide faible. Or de tels acides abondent dans l'organisme animal. Les liquides si complexes de l'économie, tels que le sang ou les urines, tiennent en dissolution des combinaisons en état de perpétuelle dissociation ou recombinaison. L'extrême dilution peut opérer des dissociations aussi puissantes que celles que produisent des températures élevées. Cette idée émise par H. Ste-Claire-Deville nous fournit, comme le pense M. le professeur Gautier, l'explication de bien des phénomènes de la physiologie végétale ou animale.

Tous ces phénomènes de dédoublement ou de dissociation absorbent ou dégagent des quantités de chaleur considérables qui pourront être déterminées en partant du théorème suivant :

En général, lorsqu'un principe organique se dédouble en deux susbtances (ou en un plus grand nombre), la chaleur dégagée ou absorbée est égale à la différence entre la chaleur de formation des produits et celle du principe initial.

Ainsi le dédoublement du glucose en alcool et en acide carbonique par fermentation dégage pour $C^6H^{12}O^6 = 180$ gr.

$$(74 + 94)\,2 - 265 = + 71 \text{ cal.}$$

On voit donc combien est importante la source de chaleur résultant des dédoublements.

4° *Réductions.*— A côté des dédoublements se placent

les réductions. Ces phénomènes se présentent plus fréquemment qu'on ne le pensait dans l'organisme animal. Chez les plantes ce processus chimique résume la fonction chlorophyllienne et représente tout un côté de la vie du végétal. Il est endothermique, et l'énergie nécessaire est fournie par les radiations solaires absorbées par le grain de chlorophylle.

Dans l'organisme animal, on trouve aussi des exemples de réduction. Tels sont la formation de l'urobiline aux dépens de la bilirubine, réaction reproduite *in vitro* par Maly, à l'aide de l'amalgame de sodium ; la production d'acide benzoïque aux dépens de l'acide quinique, la transformation des iodates et des bromates en iodures et en bromures, celle de l'indigo bleu en indigo blanc, etc. Quelquefois même ces réductions pourront se produire simultanément avec des oxydations, comme dans la combustion du bois. C'est ainsi qu'une partie de nos tissus, vivant à la façon des êtres anaérobies, fournit, comme l'a montré M. le professeur Gautier, les alcaloïdes physiologiques ou leucomaïnes qui sont des produits de réduction. C'est ainsi que l'acide malique introduit dans l'organisme est en partie réduit en donnant naissance à de l'acide succinique, et en partie oxydé pour fournir de l'eau et de l'acide carbonique. L'étude des fermentations nous donnera de nouvelles preuves de cette simultanéité des phénomènes d'oxydation et de réduction.

Toutes ces réactions sont naturellement accompagnées de phénomènes thermiques, mais dont le signe et la grandeur nous sont encore inconnus.

5° *Les synthèses.* — On vient de voir que les phénomènes de réduction ne sont pas l'apanage exclusif de l'organisme végétal, mais qu'on en trouve aussi des exemples chez les animaux. On en peut dire autant des phénomènes de synthèse.

Wöhler a montré, le premier, en 1824, que l'acide benzoïque ingéré par un aminal se transforme en acide hippurique. Le fait fut généralement considéré comme une exception. Cependant depuis cette découverte les exemples de synthèse se sont multipliés.

Ces synthèses ont lieu le plus souvent par déshydratation et rentrent alors dans ce groupe de phénomènes. C'est ainsi que s'opère la synthèse de l'acide hippurique, par l'union de l'acide benzoïque et du glycocolle avec élimination d'une molécule d'eau.

Les recherches de Bertagnini, Maly, Loebish, Baumann, etc., ont montré que beaucoup d'acides s'unissent de même au glycocolle pour former des composés analogues à l'acide hippurique; tels sont les acides salicylique, oxybenzoïque, nitrobenzoïque, chlorobenzoïque, anisique, etc.

Un autre exemple nous est fourni par l'union du groupe carbimide ou acide cyanique COAzH avec des substances azotées. C'est ainsi que, comme l'a montré Salkowski, la taurine ingérée reparaît, chez l'homme, dans l'urine à l'état d'acide tauro-carbamique ou uramidoiséthionique, ce qui ne s'explique que par une fixation directe d'acide cyanique sur la taurine.

Enfin un exemple très remarquable est donné par l'union d'un certain nombre de substances aromatiques

avec l'acide sulfurique. Le phénol, les crésols, etc., et un grand nombre de leurs produits de substitution, lorsqu'ils sont introduits dans l'organisme, s'éliminent à l'état de dérivés sulfoconjugués. Parfois ces synthèses sont précédées de phénomènes d'oxydation. Ainsi l'indol ingéré s'élimine à l'état d'indoxylsulfate de potassium ou indican urinaire.

Il paraît donc hors de doute qu'un certain nombre de synthèses se produisent normalement dans l'organisme animal à côté des décompositions organiques, et qu'une part, très difficile à déterminer du reste, doit être faite dans les actes intimes de la nutrition et de la calorification, aux deux ordres de phénomènes. Ajoutons que l'étude thermique de toutes ces réactions reste encore à faire.

Par quel mécanisme maintenant ces synthèses se produisent-elles dans l'organisme ? Dans la plupart des cas, ainsi qu'il ressort des exemples précédents, il y a en même temps élimination d'eau, et les substances formées par synthèse peuvent être considérées comme des *anhydrides*. C'est la chaleur de formation considérable de l'eau ainsi éliminée qui explique sans doute la possibilité de ces synthèses au point de vue thermique. Les tissus de l'organisme paraissent donc avoir la propriété d'enlever une molécule d'eau à un certain nombre de substances, et Baeyer et Nencki considèrent ce phénomène de déshydratation comme un processus vital des plus importants. Seulement l'explication de ce phénomène est assez difficile à donner. On l'a cherchée dans des fermentations, mais jusqu'ici on n'a pu montrer dans

l'organisme de ferment jouissant de cette attraction énergique pour l'eau.

Quant au lieu de ces synthèses, nous sommes encore dans le doute, et nous ignorons pour la plupart d'entre elles quels sont les organes ou les tissus où elles s'accomplissent, et où se localiserait, par conséquent, le phénomène thermique concomitant. Ajoutons cependant que la formation synthétique de l'acide hippurique aux dépens de l'acide benzoïque et du glycocolle semble être une fonction spéciale du parenchyme rénal, ainsi que l'ont démontré Meissner et Shepard (1).

6° *Les fermentations.* — Les fermentations ne constituent pas un ordre de réactions parallèles à celles que nous venons d'étudier. Elles représentent plutôt un mode suivant lequel un grand nombre de réactions s'accomplissent dans l'organisme.

Leur rôle dans les phénomènes de mutation de la matière est si considérable, qu'il convient au moins de l'indiquer ici, bien que cette question de mécanisme n'ait pas d'intérêt direct au point de vue thermique. Que la transformation d'une dextrine en glucose s'effectue sous l'influence d'un acide étendu ou d'un ferment soluble, l'effet thermique correspondant sera toujours le même.

Il est un point cependant sur lequel il convient d'appeler ici l'attention.

(1) Meissner et Shepard. *Untersuchungen über das Entstehen der Hippursaüre im thierischen Organismus*, 1866 ; Voyez aussi : Bunge et Schmiedeberg. *Ueber die Bildung der Hippursaüre*, in *Arch. f. exper. Path.*, t. IV, et A. Hoffmann. *Ibid.*, t. VII.

La formation simultanée dans l'organisme de produits d'oxydation et de produits de réduction, les irrégularités si fréquentes du quotient respiratoire (1), d'autres faits encore dont il sera question plus loin, et dont l'interprétation est restée douteuse, trouveraient une explication rationnelle dans une hypothèse émise par Hoppe-Seyler (2), il y a quelques années.

Après avoir proposé une classification purement chimique des fermentations (3), Hoppe-Seyler constate que dans cette catégorie de fermentations qu'il caractérise par le fait du *transport d'oxygène sur l'atome de carbone* (fermentations lactique, butyrique, putréfaction), il se produit toujours soit un dégagement d'hydrogène, soit des phénomènes de réduction. En l'absence de l'oxygène, ces phénomènes de réduction, qui sont en réalité des processus secondaire de la fermentation, dominent la scène. Quand, au contraire, l'oxygène arrive en quantité suffisante, les choses se passent autrement.

L'hydrogène dégagé dans ces fermentations se trouverait dans un état comparable à celui de l'oxygène actif. Il serait semblable à *l'hydrogène actif* de Graham, tel que le fixe le palladium dans l'électrolyse de l'eau. Or, Hoppe-Seyler a constaté que la mousse de palladium chargée d'hydrogène fixe très énergiquement l'oxygène libre ou combiné. On peut donc admettre pour l'hydrogène un

(1) On donne le nom de *quotient respiratoire* au rapport du volume d'oxygène éliminé sous forme d'acide carbonique au volume total d'oxygène absorbé.

(2) Hoppe-Seyler. *Physiol. Chemie*, 1877, p. 126.

(3) *Ibid.*, p. 116.

état actif dans lequel son pouvoir réducteur serait considérable. Il est très probable que l'hydrogène formé par la putréfaction se trouve à cet état actif. D'autre part, plusieurs faits démontrent que cet hydrogène actif peut rendre à son tour l'oxygène actif. De l'empois d'amidon ioduré se colore en bleu en présence de la mousse de palladium hydrogénée. Cette action de l'hydrogène actif sur l'oxygène s'expliquerait ainsi : la molécule d'oxygène O^2 est dédoublée par l'hydrogène actif qui fixe un atome d'oxygène. Il reste un atome libre qui se trouve à l'état naissant et est doué d'un pouvoir oxydant énergique. C'est précisément ce qui se passerait dans la putréfaction, quand l'accès de l'air a lieu, et c'est ainsi que l'hydrogène deviendrait l'agent indirect des oxydations les plus énergiques.

On saisit tout de suite l'application que ces faits peuvent avoir en physiologie. Si réellement il se passe dans le corps des phénomènes analogues à la fermentation putride, et la démonstration de ce fait a été apportée depuis par M. le professeur Gautier, les oxydations intra-organiques doivent être envisagées sous un jour tout nouveau. L'oxydation pure et simple de Lavoisier devrait faire place à un processus plus compliqué; ce ne serait plus l'oxygène des globules rouges qui servirait seul aux oxydations, mais l'oxygène excité, mis en activité par les fermentations internes. Ainsi s'expliquerait la formation simultanée dans l'organisme de produits d'oxydation, l'absence si souvent constatée du parallélisme entre l'oxygène introduit et l'acide carbonique émis, enfin ce fait que des substances très oxydables (pyrocatéchine,

pyrogallol, etc.) peuvent traverser le corps sans être oxydées.

Quel que soit le sort que l'avenir réserve à cette théorie, il nous a semblé bon de la citer ici. Elle est bien faite pour montrer à quel point la conception des réactions intra-organiques s'est modifiée depuis Lavoisier, et comme le problème chimique s'est compliqué, à mesure que l'on s'est mieux rendu compte de la nature de ces phénomènes.

On en peut dire autant du problème thermique corrélatif avec le premier. Parmi les réactions si nombreuses et d'ordre si différent dont nous venons de constater la production dans l'organisme animal, combien en est-il qui soient bien étudiées au point de vue des quantités de chaleur mises en jeu, ou même simplement dont le signe thermique ait été établi avec certitude? C'est là un champ immense ouvert à nos investigations, et dont l'étude sera certainement des plus fécondes.

Il semble donc qu'au point de vue pratique, nous voulons dire au point de vue du calcul *à priori* des quantités de chaleur que l'organisme peut produire dans des conditions déterminées, il soit difficile de déduire de cette étude des réactions chimiques de l'organisme vivant, rien de net et de certain. Mais, heureusement, il n'est point nécessaire, si l'on veut étudier *l'ensemble* du phénomène de la thermogenèse, de connaître la nature et la suite de toutes ces réactions. Si, au contraire, on veut soumettre cette chaleur produite par les êtres vivants à une sorte *d'analyse*, l'insuffisance de nos connaissances éclate dès les premiers pas.

Ce sont ces deux points qu'il nous reste à établir.

Avant de les aborder, il convient de dire un mot des origines de la chaleur propre des végétaux. Cette chaleur dérive évidemment d'un mouvement de désassimilation analogue à celui que nous venons d'étudier chez les animaux. En effet, à côté du phénomène chlorophyllien qui consiste essentiellement en une absorption d'acide carbonique et une élimination d'oxygène, il se produit un phénomène de respiration analogue à celui des animaux. La plante consomme de l'oxygène et élimine de l'acide carbonique à l'obscurité et à la lumière, ainsi que l'ont démontré Garreau, puis Boussingault et Sachs. Ces phénomènes respiratoires sont en rapport évident avec la nutrition et la désassimilation des éléments histologiques du végétal, et cette désassimilation s'accompagne nécessairement d'une production de chaleur.

A la vérité, le végétal est surtout un appareil de synthèse et de réduction. Par ses granulations chlorophylliennes il absorbe les radiations solaires et accumule leur énergie dans les principes immédiats qu'il fabrique. Mais, à côté de ce phénomène d'assimilation, de production organique, qui se manifeste à nos yeux d'une manière si évidente, se placent des phénomènes de désassimilation, de destruction organique, qui, pour être sourds et silencieux dans leur expression, n'en existent pas moins. Partout, dans le végétal comme dans l'animal, la vie est caractérisée par ce double courant d'assimilation et de désassimilation, et c'est dans ces phénomènes de combustion respiratoire, disons mieux, de destruction organique

que le végétal doit trouver, comme l'animal, la source de sa chaleur propre.

III. — Application des notions précédemment acquises. Calcul à priori de la quantité de chaleur produite par un être vivant dans des conditions déterminées.

Les données fondamentales de cette importante question ont été posées par M. Berthelot (1). On a indiqué brièvement au début de ce chapitre les grandes lignes du problème. Le moment est venu de préciser davantage.

Les transformations successives des aliments dans l'organisme mettent en liberté de l'énergie, laquelle apparaît à l'extérieur dans les diverses manifestations de la vie. L'entretien de la vie ne dépense aucune énergie qui soit propre à la vie. Toute l'énergie dépensée pour cet entretien a sa source dans l'énergie chimique des aliments.

Ces manifestations de la vie sont multiples. En effet, le travail moléculaire développé par les affinités chimiques ne se dépense pas seulement sous forme de chaleur. Une partie se retrouve dans les travaux extérieurs accomplis par l'animal. Il importe, dès lors, lorsqu'on veut calculer à *priori* la chaleur produite, d'après la connaissance des métamorphoses chimiques accomplies, de tenir compte de ces travaux extérieurs. C'est ce que

(1) *Mécanique chimique*, p. 91.

M. Berthelot énonce dans le théorème suivant qui est à la base de la thermo-chimie animale :

La chaleur développée par un être vivant pendant une période de son existence, accomplie sans le secours d'aucune énergie étrangère à celle de ses aliments (1), *est égale à la chaleur produite par les métamorphoses chimiques des principes immédiats de ses tissus et de ses aliments, diminuée de la chaleur absorbée par les travaux extérieurs effectués par l'être vivant.*

On étudiera plus loin la production du travail mécanique et, d'une manière générale, la mise en liberté de l'énergie chimique des aliments sous une forme différente de la forme chaleur. Supposons pour l'instant que l'animal n'effectue aucun travail extérieur, et voyons quelles sont les relations qui doivent exister entre les réactions chimiques qui se passent dans son organisme et la production de la chaleur. Cette supposition est d'ailleurs absolument gratuite, puisque le travail du cœur et celui des muscles inspirateurs subsiste toujours et qu'ils sont l'un et l'autre d'une évaluation assez difficile. Mais faisons abstraction de ce point. La chaleur produite, en supposant les travaux extérieurs réduits à zéro, pourra être évaluée en s'appuyant sur le théorème suivant de M. Berthelot :

La chaleur développée par un être vivant qui n'effectue aucun travail extérieur pendant une période donnée de son existence, accomplie sans le secours d'une énergie étrangère à celle de ses aliments, est égale à la différence

(1) L'oxygène et l'eau sont compris dans cette désignation.

entre les chaleurs de formation (depuis les éléments) des principes immédiats de ses tissus et de ses aliments réunis, au début de la période envisagée, et les chaleurs de formation des principes immédiats de ses tissus et de ses excrétions, à la fin de la même période.

A la vérité, cet énoncé est purement théorique. Pour en faire l'application au phénomène de la chaleur animale, il faudrait connaître la nature et la proportion des principes immédiats qui constituent le corps des animaux au commencement et à la fin d'une période quelconque de leur existence. Or, cette connaissance est impossible à acquérir, ce qui se conçoit aisément. On y supplée en admettant l'identité de l'état initial et de l'état final des tissus de l'animal, et en s'efforçant de se placer dans des conditions aussi favorables que possible à la réalisation de cette identité.

On s'adresse pour cela à un animal bien portant et arrivé à la période d'état de son existence, c'est-à-dire qui soit également loin de l'accroissement ou de la dénutrition qui accompagne les âges extrêmes de la vie. Dans ces conditions, on peut trouver un régime alimentaire tel que le poids de l'animal, soumis à ce régime, reste stationnaire, et que les aliments et l'oxygène introduits dans le corps s'éliminent complètement sous forme d'acide carbonique et de produits excrémentitiels. Ce régime représente la *ration d'entretien* de Boussingault.

Il faut, en outre, que l'expérience dure assez longtemps pour que les quantités de chaleur qu'il s'agit de mesurer ou de calculer soient très considérables, relativement aux différences dues aux variations inconnues de la composi-

tion chimique de l'animal. Si l'expérience ne dure que quelques heures, si l'animal respire dans un air qui a pu s'échauffer et se vicier rapidement, on peut craindre qu'il ne s'adapte pas à ces nouvelles conditions d'existence sans modifier l'état de ses tissus.

Néanmoins, après quelques tâtonnements, on parvient à réaliser cet équilibre entre les entrées et les sorties, et l'on peut appliquer alors au calcul *à priori* de la chaleur produite le théorème suivant de M. Berthelot, relatif à *l'état d'entretien :*

La chaleur développée par un être vivant qui ne reçoit le concours d'aucune énergie étrangère à ses aliments et qui n'effectue aucun travail extérieur, pendant la durée d'une période à la fin de laquelle l'être se retrouve identique à ce qu'il était au commencement, est égale à la différence entre les chaleurs de formation de ses aliments (l'oxygène et l'eau étant compris sous cette dénomination) et celles de ses excrétions (eau et acide carbonique compris).

On voit donc que, l'identité de l'état initial et de l'état final de l'animal étant supposée réalisée avec une approximation suffisante, le calcul de la chaleur produite devient facile, au moins en théorie. La connaissance de la nature et de la suite des réactions, par lesquelles passent les ingesta dans le cours de leur désassimilation, est fort heureusement inutile. Il suffit de comparer tout ce qui est introduit dans le corps et tout ce qui est rejeté. C'est là une conséquence directe du deuxième principe de thermochimie ou *principe de l'équivalence calorifique des transformations chimiques* (1).

(1) Voyez : page 49.

Il résulte de là que le calcul de la chaleur animale ne saurait être établi, comme on l'avait pensé autrefois, par la seule connaissance de l'oxygène absorbé comparé à l'acide carbonique émis. L'idée fondamentale subsiste, mais, comme il arrive toujours dans les sciences, le problème s'est étendu et compliqué.

On a vu que, dans les expériences de Dulong et Despretz, la chaleur, calculée d'après les combustions respiratoires, ne couvre que les sept, huit ou neuf dixièmes de la chaleur recueillie par le calorimètre. Si l'on reprenait aujourd'hui ces expériences, en mesurant d'une part la chaleur recueillie, et en la calculant d'autre part d'après le théorème énoncé tout à l'heure (p. 86), il n'est pas douteux que l'on arriverait à une compensation bien plus exacte, et d'autant plus voisine de l'égalité absolue que l'on aurait mieux réalisé pratiquement les conditions énoncées.

Mais le problème ainsi posé n'aurait plus l'intérêt qu'il présentait à l'époque où furent faites les expériences de Dulong et Despretz. Il s'agissait alors de prouver que l'économie n'a aucun pouvoir thermogène qui lui soit propre, que le *principe vital*, si fréquemment invoqué à cette époque, ne saurait *créer* de la chaleur, mais que celle-ci est *tout entière* attribuable aux réactions chimiques intra-organiques. C'est là une proposition qui nous semble évidente aujourd'hui et que nous déduisons immédiatement du grand principe de la conservation de l'énergie. Aussi l'expérience de Dulong et Despretz, reprise d'après les données thermiques modernes, aurait-elle plutôt un intérêt pratique, nous dirions

presque analytique. L'accord plus ou moins parfait, que l'on constaterait entre la chaleur recueillie par le calorimètre et la chaleur calculée d'après l'étude thermique comparée des ingesta et des excreta, nous montrerait dans quelles limites les théorèmes si importants de M. Berthelot sont aujourd'hui pratiquement applicables.

Une telle tentative n'a pas encore été faite. Aussi bien, elle rencontrerait de grandes difficultés, dont plusieurs sont encore insurmontables à l'heure qu'il est. D'une part, la détermination calorimétrique exacte de la quantité totale de chaleur, mise en liberté par un animal, présenterait des difficultés pratiques considérables. D'autre part, le côté thermochimique du problème, c'est-à-dire le calcul *à priori* de la chaleur produite, ne saurait être abordé quant à présent dans toute sa généralité. En ce qui concerne ce calcul, nous en sommes réduits encore à simplifier d'une manière un peu arbitraire les données de l'expérience. En effet, la chaleur de formation de tous les ingesta est loin d'être connue. On constate la même pénurie quand on passe aux excreta, urines, fèces, même si l'on s'en tient à leurs termes principaux. La connaissance complète de l'état initial et de l'état final nous échappe donc. Cependant, un calcul approché reste possible.

En effet, lorsqu'un être vivant est soumis à la ration d'entretien, on peut admettre : 1° que les corps gras et les hydrates de carbone ingérés sont totalement éliminés à l'état d'eau et d'acide carbonique; 2° que les matières albuminoïdes sont transformées en urée, en eau et en acide carbonique. Pouvons-nous, en partant de ces deux

hypothèses, calculer *à priori* la quantité de chaleur qui devra être libérée au cours de ces métamorphoses?

On a essayé de mesurer directement les quantités de chaleur qui correspondent à ces transformations.

On peut supposer d'abord que les hydrates de carbone sont détruits sous forme de glucose dont la chaleur de combustion est, d'après Rechenberg (1), de 709 calories pour une molécule de glucose, soit de 3,938 calories pour 1 gr. de glucose.

D'autre part, Frankland (2), et plus récemment Zuntz (3), ont mesuré directement au calorimètre les chaleurs de combustion de quelques corps gras. Ainsi Frankland a trouvé pour 1 gr. de substance sèche :

Pour la graisse de bœuf. . . . . 9 cal., 069
Pour l'huile de foie de morue. . . . . 9 cal., 107

Enfin on a tenté de mesurer par voie détournée la chaleur de transformation des albuminoïdes en urée, acide carbonique et eau. A cet effet, on détermine d'une part la chaleur produite par l'oxydation complète des albuminoïdes en eau, acide carbonique et azote. D'autre part, on mesure la chaleur résultant de la transformation de l'urée dans les mêmes produits. La différence fournit, d'après le deuxième principe de thermochimie, la chaleur de transformation des albuminoïdes en urée, eau et acide carbonique. De telles déterminations ont été effectuées en assez grand nombre d'abord par Frankland (*loc. cit.*).

(1) Voyez : art. *Thermochimie*, in *Dictionnaire de Würtz, Supplément*.

(2) *Revue scientifique*, 1867, p. 81.

(3) Voyez : Hoppe-Seyler. *Physiol. Chemie*, p. 949.

On fait comburer dans un calorimètre, disposé d'une manière spéciale, un mélange de 2 grammes de substance et de 19 gr. 5 de chlorate de potasse, auquel on ajoute environ 18 de son poids de bioxyde de manganèse. Les résultats ainsi obtenus doivent être soumis à un certain nombre de corrections. Il faut notamment tenir compte de la chaleur de transformation du chlorate en chlorure et en oxygène. Voici quelques chiffres empruntés à Frankland et qui montrent le degré d'exactitude dont ce procédé est susceptible.

	Cal.
1° Pour 1 gr. d'amidon brûlé avec 9 gr. 75 de chlorate de potasse	4,290
Pour 1 gr. d'amidon brûlé dans l'oxygène pur	3,964
Différence	0.326

	Cal.
2° Pour 1 gr. d'alcool phénylique brûlé avec 9 gr. 75 de chlorate de potasse	8,183
Pour 1 gr. d'alcool phénylique brûlé dans l'oxygène pur (Favre et Silbermann)	7,842
Différence	0,341

Ces deux déterminations du surplus de la chaleur produite par le chlorate de potasse s'accordent donc assez bien. — Une autre difficulté consiste en ce que, dans la combustion des corps azotés, il se fait une production de gaz nitreux, dont il faut éviter la formation. — Voici quelques-uns des résultats de Frankland. Les chiffres représentent le nombre des calories dégagées par 1 gr. de substance séchée à 100° :

	Cal.
Muscle de bœuf lavé à l'éther	5,103
Albumine purifiée	4,998
Gras de bœuf..................................	9,069
Acide hippurique	5,383
Acide urique................................	2,615
Urée	2,216

Danilewski (1) s'est livré plus récemment à de nouvelles déterminations, d'après un procédé décrit par v. Stohmann (2) et Rechenberg (3). Seulement Danilewski ajoute en plus, à la matière soumise à la combustion, de 4 à 5 gr. de pierre ponce pulvérisée, préalablement calcinée, et qui est destinée à ralentir la combustion et à empêcher la formation des produits incomplètement oxydés. La quantité de matière mise en œuvre chaque fois était de 0 gr. 6 à 1 gr. 25. La valeur du procédé était éprouvée en opérant d'abord sur des substances dont la chaleur de combustion est connue ou calculable d'après les chaleurs de formation (Berthelot). Voici quelques-uns des résultats de Danilewski. Ils sont importants, puisqu'ils servent, avec ceux de Frankland, de point de départ, dans la plupart des expériences de nutrition. Les chiffres représentent le nombre des calories dégagées par la combustion de 1 gr. de substance.

	Cal.
Fibrine végétale	6,231
Gluten..	6,141
Caséine.......................................	5,785

(1) *Jahresbericht f. Thierchemie*, 1881, p.7.
(2) *Journ. f. prakt. Chemie*, t. 19, p. 115.
(3) *Jahresbericht f. Thierchemie*, t. 18, p. 148.

Légumine	5,573
Fibrine de sang	5,709
Peptone (1) (de la fabrique de Schuchardt)	5,334
— (» Wirth)	4,876
— (préparée par Drechsel)	4,997
Graisse (du tissu cellulaire des animaux)	9,686
Urée	2,537

Si maintenant on veut admettre que la totalité de l'azote des matières albuminoïdes s'élimine à l'état d'urée, on voit (en adoptant le chiffre de 16 p. 100 d'azote), que 1 gr. de matières albuminoïdes peut produire 0,gr.34 d'urée, dont la chaleur de formation (soit : $0,34 \times 2,537 = 0$ cal.862) doit être retranchée de la chaleur de combustion totale des matières albuminoïdes, pour obtenir la chaleur de transformation de ces dernières en urée, eau et acide carbonique. Cette dernière devient, par suite, si on adopte le chiffre moyen de 5,700 calories pour 1 gr. de matière albuminoïde :

$$5,700 - 0,862 = 4,838 \text{ cal.}$$

On peut adopter, d'autre part, comme nous l'avons vu, pour la chaleur de combustion des corps gras le chiffre rond de 9,000 calories (Frankland), pour la chaleur de combustion des amylacés celui de 3,938 calories (voyez page 91).

Essayons d'appliquer ces données (2) à la solution du

(1) La différence entre les chaleurs de combustion des peptones et des matières albuminoïdes vérifie indirectement ce qui a été dit p. 71 sur la chaleur développée par la peptonisation, c'est-à-dire l'hydratation des albuminoïdes.

(2) Il est bon de faire remarquer ici que, depuis l'époque où Fran-

problème que nous nous sommes posé tout à l'heure, c'est-à-dire au calcul *à priori* de la quantité de chaleur produite par un animal soumis à la ration d'entretien.

Or, la ration d'entretien pour les 24 heures, telle qu'elle a été établie par l'expérience, est pour un homme adulte du poids moyen de 65 kilog. (1).

En azote	En carbone	
12 gr. 5	265 gr.	D'après Payen.
11 » 0	267 »	D'après Edwards Smith.
12 » 5	264 »	D'après de Gasparin.
11 » 0	230 »	D'après A. Gautier.

Si nous adoptons le poids moyen de 12 gr. d'azote, nous voyons qu'il correspond, à raison de 16 gr. d'azote pour 100 de matières albuminoïdes, à 75 gr. de matières protéiques. Comme les poids respectifs des substances

kland a fait ses déterminations calorimétriques, la technique expérimentale s'est perfectionnée, surtout en ce qui concerne la combustion de corps aussi difficilement oxydables que les principes immédiats alimentaires. Pour cette raison, les résultats de Frankland sont loin du degré de certitude auquel on pourrait arriver aujourd'hui. Les résultats de Danilewski, obtenus par la méthode de Stohmann, sont d'une exactitude suffisante. Mais, sous ce rapport, M. Berthelot parvient aujourd'hui à une exactitude remarquable, presque absolue, grâce à l'emploi d'un procédé qui supprime les corrections si incertaines qu'exigeait le procédé au chlorate. M. Berthelot fait comburer les matières dans la bombe calorimétrique au sein de l'oxygène à 24 atmosphères de pression. La combustion dure à peine quelques secondes et l'opération est terminée en deux ou trois minutes, ce qui élimine toute correction de refroidissement. (Voir Berthelot. *Comptes-rendus*, 1886.)

(1) Voyez A. Gautier. *Chimie appliquée à la physiologie*, etc. Paris, 1874. t. I, p. 92.

azotées, des hydrates de carbone et des graisses doivent être, entre eux, d'après M. le professeur Gautier (1), comme les nombres 1 — 4,9 — 0,6,
on peut calculer, en partant de ces données, la ration d'entretien normale suivante :

Albuminoïdes.	75 gr.
Hydrates de carbone.	367 gr.
Graisses.	45 gr.

Les quantités de chaleur libérées par la désassimilation de ces substances sont les suivantes :

			Cal.
Albuminoïdes..................	75 gr.	75 × 4,838 =	362,
Hydrates de carbone..........	367 »	367 × 3,930 =	1445,2
Graisses.....................	45 »	45 × 9,000 =	405,0
Total.............			2213,0

Or, si l'on prend la moyenne des déterminations calorimétriques qui ont été effectuées sur l'homme, on trouve que la production de chaleur est, par kilogramme et par heure (2) :

Pour un homme adulte. . . . . . 1 cal., 5

ce qui fait pour les 24 h. et pour un poids moyen de 65 kilogr. 2340 cal.

L'accord entre les résultats de ces calculs et les déter-

(1) *Ibid.*, p. 93.

(2) Voyez ce que disent à cet égard les traités classiques de physiologie : Beaunis. *Eléments de physiologie*, 2e édit., t. II, p. 1067. — Frédéricq et Nuel. *Eléments de physiologie*, 1883, p. 185. — Gavarret, *Chaleur produite par les êtres vivants*, 1855, p. 224 à 284. — Rosenthal. *Thierische Wärme*, in *Hermann's Handb. d. Physiol.* 1882, t. IV, 2e partie, p. 354 et suivantes. Voir aussi : Ch. Richet. *Arch. de Physiol.* (3), t. VI, p. 237.

minations calorimétriques est assez satisfaisant, comme on le voit, en raison surtout de ce caractère de moyennes très générales que présentent toutes les données de ce calcul. Il serait néanmoins à souhaiter que l'on réunît sur cette question des données numériques plus précises. Car il s'agit moins, aujourd'hui, de démontrer l'origine chimique de la chaleur animale que de nous assurer jusqu'à quel point nous sommes pratiquement en état de calculer *à priori* la chaleur produite dans des circonstances déterminées en partant des données chimiques du problème.

Au point de vue de la statique chimique du travail musculaire, il serait de toute nécessité que nous fussions fixés sur le degré d'exactitude de semblables calculs. En effet, nous verrons, quand il sera question de l'origine du travail mécanique dans l'organisme, que l'on s'efforce aujourd'hui de calculer, d'une part, l'énergie calorifique des aliments utilisés par un animal qui fournit un travail déterminé ; et que, d'autre part, on tâche d'évaluer la quantité de chaleur perdue pendant le même temps (évaporation cutanée, réchauffement des aliments et de l'eau bue, etc.). On constate qu'il reste disponible une certaine quantité de chaleur, qui doit conséquemment se retrouver dans le travail mécanique effectué.

Or, il nous semble que c'est prendre d'emblée le problème sous sa forme la plus compliquée, alors qu'un autre problème, plus simple, contenu dans le précédent, attend encore une solution expérimentale directe.

Rien n'est plus difficile que de réaliser *l'état d'entretien* d'une manière satisfaisante et pendant un temps

suffisamment long, chez un animal qui fournit un travail mécanique un peu considérable. C'est, au contraire, chose relativement facile chez un animal au repos. A la vérité, Voit et Pettenkofer (1), dans leurs patientes recherches sur les mutations de matières, ont établi avec toute l'exactitude possible le bilan des entrées et des sorties chez un certain nombre d'animaux. On pourrait, en consultant leurs tableaux, calculer les chaleurs qui ont dû être libérées dans le cours de ces métamorphoses. Mais la constatation directe de ces mêmes quantités de chaleur, constatation qui seule pourrait *contrôler la valeur* de ces calculs, n'a pas été effectuée simultanément. Il faudrait, ce semble, reprendre l'expérience de Lavoisier, ou celle de Dulong et Despretz et, d'une part, déterminer sur un animal à l'état d'entretien la quantité de chaleur perdue dans un temps donné; d'autre part, établir le bilan des entrées et des sorties aussi exactement que possible. Les deux expériences pourraient, pour plus de simplicité, se succéder sur un même animal, une fois que l'état d'entretien serait obtenu. On verrait alors jusqu'à quel point sont exacts nos calculs *à priori* de la quantité de chaleur que la désassimilation d'une ration d'entretien, par exemple, est supposée avoir mise en liberté.

Une semblable expérience, dont les difficultés seraient certes considérables (2), nous renseignerait aussi sur le

(1) Voyez surtout : v. Voit. *Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung*, in *Hermann's Handb. der Physiol.*, t. VI, p. 81-230.

(2) Il faudrait, en effet, apprécier non seulement la quantité de

degré d'approximation qu'il convient que nous apportions nous-mêmes au calcul de la chaleur produite. Ainsi nous avons gratuitement supposé tout à l'heure que tout l'azote introduit sous forme d'albumine se retrouve dans les urines à l'état d'urée (1). Or, l'urée est loin d'être l'unique produit excrémentitiel azoté. L'acide urique, la créatinine et, chez les herbivores, l'acide hippurique, pour ne citer que les plus importants, sont éliminés par l'urine en quantité très appréciable et accessible à nos procédés de dosage. On peut donc, par une analyse d'urine, se rendre compte de la manière dont l'azote de l'urine est réparti entre ces trois substances, et calculer, en partant des données de Frankland, les quantités de chaleur qui leur correspondent et que l'on retranchera de la chaleur de combustion totale des matières albuminoïdes.

Mais, si l'on considère le degré d'approximation que présentent les déterminations de Danilewski ou celles de Frankland et, en général, si l'on tient compte des conditions expérimentales dans lesquelles on s'est placé, on s'aperçoit aussitôt que cette correction est, quant à présent, illusoire, et que l'on ne dépasse pas les limites d'erreur que comportent ces calculs, en transformant en urée

chaleur rayonnée par l'animal, mais encore celle qui correspond à la transformation en vapeur des produits aqueux de la transpiration cutanée, etc. Cette détermination de l'eau est une des grandes difficultés de ce genre de recherches. Stohmann a fait à ce sujet des observations dont l'importance pratique est considérable. (Voyez Hoppe-Seyler. *Physiol. Chemie*, p. 920.)

(1) Il en passe aussi dans les excréments une quantité qui est fonction de la digestibilité de l'aliment, mais dont on a pratiquement tenu compte dans l'établissement de la ration d'entretien normale.

l'azote total dosé dans l'urine. Et, d'abord, il suffit de se reporter au mémoire de Danilewski pour constater que les chaleurs de combustion des matières albuminoïdes sont connues avec une erreur qui est presque de l'ordre de grandeur des corrections dont il est question. Le tableau que nous avons donné à la page 93 ne représente que des moyennes. Des expériences très bien conduites ont donné, par exemple, pour la fibrine 5,770 calories et pour la caséine, 5,900, alors que les moyennes indiquées au tableau sont respectivement de 5,709 et 5,785 calories. Danilewski ajoute que ces nombres sont à augmenter de 50 à 60 calories, car la combustion n'est jamais complète et les cendres contiennent toujours 1 p. 100 de matières albuminoïdes. Il y a là évidemment des erreurs dont l'amplitude est véritablement telle qu'il serait illusoire d'essayer de tenir compte de la répartition de l'azote entre les divers éléments azotés de l'urine. Un dosage d'urée à l'aide du procédé (1) de Liebig à l'azotate mercurique suffira amplement.

D'autres difficultés viennent augmenter l'incertitude de ces calculs. On peut bien arriver par tâtonnement à établir la ration d'entretien d'un animal; mais il n'est pas facile de connaître constamment la composition exacte de cette ration. On a essayé, bien souvent, de faire des essais de nutrition en prenant comme matière albuminoïde de la fibrine du sang, par exemple, dont la

(1) L'azotate mercurique précipite non seulement l'urée, mais encore la plupart des matières extractives azotées; il permet de doser rapidement, sous forme d'urée, les 95 ou 98 centièmes de l'azote total. (Neubauer u. Vogel, *Analyse des Harns*, 8e édit., 1881, p. 264.)

composition est parfaitement connue. Mais il est impossible de continuer longtemps ce genre de nourriture sans fatigue pour l'animal. Au contraire, l'emploi de la viande dégraissée et séparée des éléments étrangers permet de prolonger à volonté les expériences. Mais ici la teneur variable en eau et en azote introduit une certaine incertitude (1) dans les calculs ultérieurs, à moins que l'on ne s'astreigne à des dosages répétés.

Il serait bon, en outre, d'être renseigné sur la composition réelle des corps gras ingérés et surtout des hydrates de carbone que nous avons calculés sous forme de glucose. Or l'hydratation des matières amylacées et leur transformation en glucose dégage de notables quantités de chaleur (voir page 75).

Toutes ces imperfections retentissent sur le calcul *à priori* de la quantité correspondante de chaleur. Une détermination directe et simultanée de cette dernière nous indiquerait seule l'étendue de ces oscillations et, par suite, la valeur réelle de calculs dont l'usage est si fréquent et si important dans les questions de statique chimique relatives à l'organisme.

En réalité, il faut bien en convenir ici, nos calculs *à priori* de la chaleur produite par un être vivant ne sont guère plus exacts que ceux que faisaient Dulong et Despretz, d'après la simple considération des quantités d'oxygène absorbé et d'acide carbonique éliminé. Les deux méthodes conduisent parfois à des résultats pres-

(1) Voyez à ce sujet A. Gautier. *Chimie appliquée à la physiologie* t. I, p. 284, et Hoppe-Seyler. *Physiol. Chemie* ; p. 913.

que identiques (1) et cette coïncidence ne plaide pas précisément en faveur de nos méthodes de calcul actuelles, le calcul fait d'après les seules combustions respiratoires étant évidemment insuffisant. C'est là un point que les recherches de M. Berthelot ont mis hors de toute contestation.

Si maintenant nous essayons de passer à *l'analyse* de la chaleur totale émise par un être vivant, et de déterminer quelle est la part des diverses classes d'aliments dans la genèse de cette chaleur, c'est à peine si nous pouvons, en dehors du cas particulier de l'état d'entretien, sortir de quelques vagues énonciations générales.

En effet, lorsqu'un animal est soumis à la ration d'entretien, c'est-à-dire lorsqu'il désassimile complètement sa ration quotidienne, nous pouvons, comme on vient de le voir, calculer, avec une certaine approximation, la part qui revient à chaque catégorie d'aliments simples dans la genèse de cette chaleur. La comparaison des chaleurs de combustion des principes immédiats alimentaires (voyez page 91 et suiv.) montre que ce sont les graisses qui, à poids égal, développent le plus de chaleur. Cette prévision théorique est d'accord avec l'observation des faits. On sait les quantités considérables de corps gras qu'absorbent les populations des pays froid et surtout des régions circumpolaires, et, en général, l'instinct qui nous porte à augmenter en hiver la proportion des corps gras de notre alimentation. Ce n'est pas ici le lieu d'aborder

(1) Grandeau et Leclerc. *Études expérimentales sur l'alimentation du cheval de trait.* Paris, 1882-1883, 2e mémoire, p. 190.

cette question tant discutée des aliments calorigènes ou dynamogènes. Elle viendra mieux, quand nous étudierons les sources chimiques du travail musculaire. Notons simplement qu'au point de vue de l'énergie calorifique qu'ils représentent, les corps gras l'emportent sur les albuminoïdes et ceux-ci, mais dans une proportion beaucoup moindre, l'emportent à leur tour sur les hydrates de carbone.

Lorsque, au contraire, l'état d'entretien n'est pas réalisé, lorsqu'il y a par exemple augmentation du poids de l'animal, cette analyse de la chaleur totale produite devient des plus incertaines. Dans ce cas, l'ensemble des aliments ingérés se partage en effet en deux portions: l'une sert à augmenter dans nos tissus la proportion de corps gras, d'albuminoïdes ou d'hydrates de carbone qu'ils peuvent contenir; l'autre subit la désassimilation. Mais comment se fait ce partage? Il est facile de montrer que la complexité des phénomènes qui se passent ici ne nous permet plus aucun calcul *à priori* de la chaleur produite. Considérons, en effet, un animal en bonne santé et qui, sous l'influence d'une alimentation abondante, est en train d'augmenter son poids. Que deviennent dans ces conditions les divers principes immédiats ingérés?

D'après Fick, Brücke et quelques autres physiologistes, une partie de l'albumine de l'alimentation pour rait être absorbée en nature sans passer par la transformation en peptone. Pour Fick, c'est l'albumine ainsi directement absorbée qui servirait seule à la réparation ou à l'accroissement des tissus. Les peptones, au contraire, arrivées dans le sang, seraient détruites et leur

azote passerait rapidement dans les urines. Fick insiste surtout sur ce fait qui a une certaine valeur : après un repas de viande, l'augmentation de la quantité d'urée (10 à 12 fois plus forte qu'avant le repas) ne s'explique que si l'on attribue cette production à une transformation directe des peptones.

Quelle que soit la valeur de cette théorie, on peut toujours, en dressant le bilan des entrées et des sorties de l'azote, calculer à peu près dans quelles proportions l'albumine ingérée a subi la destruction organique. Mais rien ne prouve que cette destruction ait été totale. Il est probable, au contraire, que, dans l'engraissement, les matières albuminoïdes fournissent, par leurs dédoublements successifs, d'une part, des corps azotés aboutissant à l'urée et aux produits excrémentitiels azotés, d'autre part, des corps non azotés qui peuvent être retenus par l'économie sous forme de graisse. Donc, chez un animal qui n'est pas soumis à la ration d'entretien, on ne saurait calculer, d'après le dosage de l'azote éliminé, les quantités de chaleur libérées par la transformation totale en urée, eau et acide carbonique, de la proportion d'albumine qui correspond à l'azote dosé dans les excreta, puisque rien ne prouve que la désassimilation se soit faite aussi complètement.

Cette production de graisse aux dépens des matières albuminoïdes est aujourd'hui bien démontrée. — D'autres faits parlent également en faveur de la production de la graisse au dépens des hydrocarbonés. Les carnivores maigres engraissent très vite, si on ajoute des hydrocarbonés à leur alimentation. Des abeilles qui ont une nourriture presque exclusivement sucrée fabriquent de la

cire, corps très voisin des graisses. D'après Liebig, une partie des hydrocarbonés de l'alimentation serait oxydée, l'autre partie serait transformée en graisse (1). Nous aurions à noter encore la production de glycogène aux dépens des albuminoïdes, nettement constatée par Bernard.

Tous ces faits, encore qu'incomplètement établis, démontrent néanmoins qu'en dehors de l'état d'entretien, les destinées exactes des divers principes alimentaires ne sauraient être suivies dans leurs détails (2). Il en résulte que tout calcul *à priori* des quantités de chaleurs fournies dans ce cas par chacun de ces principes devient impossible.

(1) Cette théorie est passible cependant d'un certain nombre d'objections. Voyez Beaunis. *Eléments de physiologie*, 2e éd., p. 889.
(2) Voyez ce qui a été dit sur les oxydations complètes et incomplètes.

CHAPITRE IV

LIEU DE PRODUCTION DE LA CHALEUR ANIMALE

La chaleur animale a sa source dans les réactions chimiques intra-organiques, dans la destruction progressive des principes immédiats de nos aliments ou de nos tissus. C'est ce que l'on vient d'établir. Il en résulte que le lieu de production de cette chaleur doit se confondre avec le siège de ces métamorphoses chimiques.

On a vu que Lavoisier avait, en réalité, toujours laissé indéterminé ce problème du siège des combustions intra-organiques (voy. p. 23). Après lui, Lagrange fit observer le premier que, si la combustion du carbone et de l'hydrogène s'opérait directement dans le poumon, la température de cet organe s'élèverait assez haut pour qu'il s'ensuivît de graves lésions. Il conclut de là que, dans le poumon, il s'opère un simple échange de gaz entre l'atmosphère qui cède son oxygène et le sang qui laisse échapper son acide carbonique. L'oxygène absorbé et entraîné dans le torrent circulatoire réagit ensuite dans les capillaires généraux sur les matériaux du sang.

Il était réservé à Spallanzani de confirmer la justesse de l'hypothèse de Lagrange. Il plaça des limaçons dans des tubes de verre purgés d'oxygène et ne contenant plus que de l'azote ou de l'hydrogène, et constata que ces

animaux continuaient à exhaler de l'acide carbonique qui préexistait évidemment tout formé. D'autre part, en 1824, William Edwards montra que, si l'on introduit une grenouille dans une cloche remplie d'hydrogène, en ayant soin de comprimer préablement l'animal sous le mercure afin de vider ses poumons, on trouve qu'au bout de huit heures la grenouille a exhalé un volume d'acide carbonique supérieur à celui de son corps.

Ces expériences, et d'autres du même genre, conduisirent à cette conclusion que, dans le poumon, l'oxygène est simplement fixé par le sang et que la combustion a lieu dans les capillaires généraux, où elle engendre la chaleur et où elle est la cause de la transformation du sang artériel en sang veineux. Il résultait nécessairement de là que le sang devait contenir de l'oxygène et de l'acide carbonique libres, ce qui fut établi, peu après, par Stevens et Hofmann (1) et surtout par Magnus, qui exécuta les premières analyses de gaz du sang veineux et du sang artériel.

A partir de ce moment, le sang fut considéré comme étant le siège des oxydations, et l'on admit d'une manière générale que les tissus et les organes, d'une part, empruntent au sang les matériaux destinés à leur réparation, et, d'autre part, déversent dans ce même liquide les produits de leur usure. Ces derniers sont ensuite oxydés par l'oxygène de l'hémoglobine, au sein même du liquide sanguin.

On a montré (page 65) quelles sont les difficultés auxquelles on se heurte, quand on essaie de se rendre compte du mécanisme de ces oxydations, et quelles sont les hypo-

(1) Cités par Gavarret. *De la chaleur produite par les êtres vivants.*

thèses qui ont été émises successivement à ce sujet. Mais ce n'est pas seulement la question du mécanisme, mais aussi celle du siège de ces oxydations qui partage les physiologistes modernes. Disons immédiatement que la plupart d'entre eux admettent aujourd'hui que les oxydations et, en général, les mutations de matière se passent non dans le sang, mais dans les éléments cellulaires mêmes de nos tissus.

A la vérité, Sachs, A. Schmidt, Estor et St-Pierre (1) ont institué des expériences desquelles il semble ressortir que le sang peut opérer des oxydations rapides et énergiques. Mais, d'un autre côté, un grand nombre d'observations plus précises de Mayer, Hoppe-Seyler (2), Schützenberger, Pflüger tendent à restreindre considérablement la valeur de ces expériences.

Il est facile, au contraire, de démontrer nettement que la plus grande partie des oxydations intra-organiques doit se passer dans les tissus. Partout où existent des éléments anatomiques vivants, il y a absorption d'oxygène et élimination d'acide carbonique. Cette loi générale, démontrée pour la première fois par les expériences bien connues de Spallanzani, a été confirmée depuis par tous les physiologistes, Cl. Bernard, P. Bert, Hoppe-Seyler, Liebig, etc.

Ainsi Hoppe-Seyler a montré, par exemple, que, si l'on introduit dans du sang défibriné des fragments de muscle frais ou d'un autre tissu, ce sang perd rapidement son oxygène. L'expérience suivante, due à Oert-

(1) Estor et St-Pierre, in *Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1865.
(2) *Med. Chem. Unters.*, 1866.

mann (1), est tout à fait démonstrative : il saigne à blanc des grenouilles et remplace le sang, d'après le procédé de Cohnheim, par une solution de chlorure de sodium; puis il étudie comparativement les échanges gazeux chez ces *grenouilles salées* qui continuent parfaitement à vivre et chez des grenouilles à l'état normal, et il constate que les quantités d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis sont les mêmes dans les deux cas. Il résulte de là que les oxydations qui correspondent à ces échanges gazeux ont eu lieu évidemment dans les tissus.

Une expérience élégante de Schützenberger montre bien cette affinité des éléments anatomiques pour l'oxygène. Il fait circuler lentement du sang rouge défibriné dans des tubes de baudruche mince immergés dans une bouillie de levûre, et voit le sang sortir noir. La levûre joue là le rôle des éléments histologiques des tissus. Chez les animaux inférieurs, chez l'embryon, avant l'apparition des vaisseaux, il n'y a pas de liquide sanguin, et ces êtres n'en sont pas moins le siège d'oxydations.

On peut conclure, ce semble, de ces expériences que le siège des mutations de matière et par conséquent celui de la production de chaleur réside dans les éléments anatomiques des tissus. L'organisme est un agrégat de cellules : chacune d'elles vit de sa vie propre, assimile et désassimile pour son compte et, par une suite nécessaire, produit de la chaleur. L'organisme règle par l'intermédiaire du système nerveux cette production de chaleur, la totalise et la répartit.

(1) *Arch. de Pflüger*, t. XV, 1877.

CHAPITRE V

DE LA PRODUCTION DE LA FORCE CHEZ LES ÊTRES VIVANTS

L'énergie chimique des aliments qui est la source de la chaleur animale est aussi la source de toutes les autres formes d'énergie que nous voyons apparaître chez les êtres vivants. Ceux-ci, en effet, ne créent point d'énergie, comme on l'a cru pendant si longtemps. Ils ne peuvent que restituer celle qui leur a été fournie par un agent extérieur.

Expliquons ceci par un exemple très simple : Elevons, je suppose, à une certaine hauteur H, un poids P, et suspendons ce poids à un fil. Si l'on vient à couper le fil, le corps tombe, et exécute un certain travail exprimé numériquement par le produit du poids P, qui représente la force, par la hauteur de chute H, qui représente le chemin parcouru. En élevant ce poids, on lui a donc donné la *capacité* de fournir du travail. Cette capacité que possède un corps de fournir du travail, a reçu le nom *d'énergie potentielle* ou simplement *d'énergie*.

Dans l'exemple choisi, le travail dépensé pour élever le corps est égal à celui que fournit le corps en retombant. Quand le travail, ainsi rendu par un système matériel, est précisément égal au travail que l'agent extérieur a accompli pour fournir au système l'énergie que celui-ci possédait, on dit que le système est *conservatif*.

Il rend tout ce qu'on lui a donné. En physique, on admet que tous les systèmes sont conservatifs. C'est le principe de la *conservation de l'énergie.*

Partant de ce principe, on peut dire que l'entretien de la vie ne consomme aucune énergie qui soit propre à la vie. Cette énergie est tout entière empruntée au monde extérieur, et se retrouve tout entière dans l'énergie dépensée sous diverses formes par l'être vivant. Donc, le monde extérieur fournit aux animaux de l'énergie accumulée dans les aliments. Ceux-ci proviennent tous en dernière analyse du monde végétal, et leur énergie est empruntée aux radiations solaires par un mécanisme que nous n'avons pas à examiner ici.

Maintenant, cette énergie devient libre dans l'animal et elle apparaît sous des formes diverses. Une de ces formes, c'est la chaleur dont nous venons d'étudier la production aux dépens de l'énergie chimique des aliments. Il en est d'autres encore. C'est leur étude que nous abordons (1).

A côté de la chaleur, nous voyons les êtres vivants produire du mouvement, c'est-à-dire du travail mécani-

(1) On remarquera sans doute que le mot de *force* n'est pas prononcé dans ce qui précède ni dans ce qui suit. C'est qu'en effet nous ne voyons pas apparaître de « la force », à parler rigoureusement. L'énergie chimique des aliments se transforme en chaleur, en travail mécanique, en énergie électrique. Mais il serait inexact de dire qu'elle se transforme en force. Une quantité d'énergie n'équivaut pas à une force, mais à une quantité de chaleur ou à un travail, c'est-à-dire au produit d'une force par un chemin parcouru. — On voit donc, ce semble, que l'étude des origines de la force chez les êtres vivants se ramène scientifiquement à la considération des transformations de l'énergie.

que. C'est la manifestation la plus bruyante de cette faculté qu'ont les êtres vivants de dépenser ainsi l'énergie qui leur a été fournie, et cette manifestation devait dès l'abord attirer l'attention. Aussi la production du travail mécanique, d'ailleurs directement accessible à l'observation et d'un haut intérêt théorique et pratique, a-t-elle été l'objet de recherches très nombreuses. L'exposé de ces recherches forme la partie la plus importante de ce chapitre.

Les êtres vivants produisent encore de l'électricité (1), c'est-à-dire qu'ils sont capables de dépenser sous forme d'énergie électrique une partie de l'énergie dont ils disposent. Ce phénomène qu'une observation délicate a pu seule révéler chez la plupart des êtres, se présente au contraire chez quelques-uns (poissons électriques) avec une intensité remarquable. Nous nous contenterons de résumer très brièvement, à la suite de l'étude du travail musculaire, ce que nous savons aujourd'hui de plus certain à ce sujet.

Enfin certains animaux, tels que les Elatérides lumineux, les Lampyres (vers luisants), les Pyrophores, etc., ont le pouvoir de produire à volonté une lumière souvent fort intense. Le mécanisme de ce phénomène a été étudié récemment par M. R. Dubois (2), qui a cru saisir dans

(1) Il est bon de faire remarquer, dès à présent, qu'une quantité d'électricité ne représente pas de l'énergie, et n'équivaut pas, par conséquent, à une quantité de chaleur ou à un travail. Le produit de la quantité d'électricité que possède un système par le *potentiel* auquel se trouve porté ce système équivaut seul à de l'énergie, de même que le produit d'un poids d'eau par la *hauteur* à laquelle on a porté ce poids d'eau, mais non pas ce poids d'eau seul.

(2) Dubois. *Les Elatérides lumineux. — Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants.* Thèse de la Faculté des sciences de Paris, 1886.

cette production de lumière l'action d'un ferment soluble. La question est encore fort obscure et nous nous bornons à renvoyer à l'excellent travail de M. Dubois.

D'autres dépenses d'énergie se font certainement dans le corps humain. Lorsqu'un nerf transmet une excitation et la transmet en l'augmentant — ce qu'exprime d'une manière si frappante la théorie bien connue de *l'avalanche* de Pflüger — il y a certainement consommation d'énergie. Mais sous quelle forme? Le fonctionnement à l'état physiologique de tous nos tissus et de tous nos systèmes consomme de l'énergie, et déjà Lavoisier exprime cette idée avec sa précision et son élévation habituelles. Après avoir constaté l'influence du mouvement musculaire sur les combustions respiratoires, il ajoute : « Ce genre d'observation conduit à comparer des emplois de force entre lesquels il semblerait n'exister aucun rapport. On peut connaître, par exemple, à combien de livres en poids répondent les efforts d'un homme qui récite un discours, d'un musicien qui joue d'un instrument ; on pourrait même évaluer ce qu'il y a de mécanique dans le travail du philosophe qui réfléchit, de l'homme de lettres qui écrit, ou du musicien qui compose. Ces effets, considérés comme purement moraux, ont quelque chose de physique et de matériel, qui permet, sous ce rapport, de les comparer avec ceux que fait l'homme de peine. Ce n'est donc pas sans quelque justesse que la langue française a confondu sous la dénomination commune de *travail*, les efforts de l'esprit comme ceux du corps, le travail du cabinet et le travail du mercenaire. »

Mais ce sont là des dépenses d'énergie dont le mode nous échappe complètement. Nous nous contenterons de les indiquer ici et nous n'aborderons dans ce qui suit que production du travail mécanique et, très sommairement, celle de l'énergie électrique.

I. — Production du travail mécanique chez les êtres vivants.

Le travail mécanique se produit, avons-nous dit, aux dépens de l'énergie chimique des aliments. C'est là une idée qui, sous une forme plus ou moins scientifique et complète, a été admise depuis longtemps. Cette origine chimique du travail mécanique place le règne animal vis-à-vis du règne végétal dans une dépendance qui a été nettement formulée pour la première fois par Dumas et Boussingault en 1842, dans leur *Essai de statique chimique des êtres organisés* :

« C'est donc en absorbant sans cesse une véritable force, la lumière et la chaleur émanées du soleil, que les plantes fonctionnent et qu'elles produisent cette immense quantité de matière organisée ou organique, pâture destinée à la consommation du règne animal.

« Et si nous ajoutons que les animaux produisent, de leur côté, de la chaleur et de la force, ne semble-t-il pas que la fin dernière de tous ces phénomènes, que leur formule la plus générale, se révèle à nos yeux ? » (P. 9.)

Mécanisme de la production du travail. — L'introduction dans la science de la notion de l'équivalence calori-

fique du travail devait conduire, par une suite naturelle et presque nécessaire des idées, à comparer sous ce rapport la machine animale à une machine à vapeur. L'organisme animal, comme une machine thermique, brûle ses aliments, et transforme une partie de la chaleur produite en travail mécanique.

Cette assimilation de l'organisme animal à une machine à feu, déjà faite par Dumas et Boussingault (*Ibid.* p. 11), a été adoptée peu à peu et sans contestation par la plupart des physiologistes. Mais Clausius, Helmholtz et d'autres physiciens ont montré que, dans l'état actuel de la science, une telle assimilation est loin d'être justifiée et qu'on ne trouve dans le moteur animé aucun des éléments d'une machine thermique. Quelques explications à ce sujet ne seront pas ici hors de propos.

Une machine à feu se compose essentiellement des éléments suivants : 1° une source chaude (le foyer) ; 2° une source froide (le condenseur) ; 3° un corps quelconque (la vapeur d'eau), allant de l'une à l'autre. Ce corps emprunte à la source chaude une certaine quantité de chaleur Q ; il en cède à la source froide une quantité q. La différence Q — q, disparue dans l'intervalle, se retrouve sous forme de travail mécanique extérieur, et de telle façon que l'on peut écrire, Tr représentant le travail recueilli et E l'équivalent mécanique de la chaleur :

$$(Q - q) E = Tr.$$

On appelle rendement (1) de la machine, le rapport

(1) Ce rendement n'a rien de commun avec le rendement pratique des constructeurs de machines, lequel est inférieur naturellement au rendement des physiciens.

$$\frac{Q - q}{Q} \text{ ou } 1 - \frac{q}{Q}$$

Carnot a démontré : 1° que les machines réversibles sont les seules qui puissent avoir un rendement maximun; 2° que toutes les machines réversibles ont un même rendement. Ces deux énoncés constituent le deuxième principe de thermodynamique ou *principe de Carnot*. Ce principe repose sur le postulatum que voici : une machine thermique ne peut fonctionner sans chute de chaleur, c'est-à-dire sans qu'il passe de la chaleur d'un corps chaud à un corps froid.

Si nous nous reportons maintenant au moteur animé, nous voyons qu'il est impossible de trouver dans ce moteur les éléments d'une machine thermique. La température des divers points de l'organisme animal est comprise entre des limites très rapprochées, ce qui aurait pour effet de rendre le rendement très faible (1). Si l'organisme était une machine à feu, il devrait, conformément au principe de Carnot, être incapable de fournir du travail dans un milieu dont la température est égale ou supérieure à la sienne. On sait qu'il en est tout autrement. Il est vrai que l'économie peut résister pendant un certain temps aux causes d'échauffement et maintenir sa température propre en activant les phénomènes d'évaporation cutanée. En un mot, l'organisme peut se refroidir lui-même.

Enfin les conditions de réversibilité sont-elles remplies? On n'en sait rien. Toute cette question est telle-

(1) A moins cependant qu'on n'ait affaire à des phénomènes de dissociation.

ment complexe qu'il faut se tenir à cet égard sur la plus grande réserve. C'est ainsi que Helmholtz, après avoir traité de la thermodynamique des réactions chimiques dans les corps inorganiques, et après avoir montré qu'on doit distinguer l'énergie libre (*freie*) de l'énergie non libre (*gebundene*), et que la seconde ne peut se transformer intégralement dans la première (ce qui est le principe de Carnot), ajoute (1) : « Les tissus organiques, dont la structure est plus fine, sont-ils également incapables d'opérer cette transformation (de l'énergie non libre en énergie libre)? C'est là, à mon avis, une question toujours ouverte et dont l'importance, pour l'économie de la nature, saute aux yeux ». En d'autres termes, l'opinion d'Helmholtz est qu'on ne sait pas si le principe de Carnot est applicable aux êtres vivants.

On ne saurait donc affirmer aujourd'hui, comme on le fait habituellement, que, dans le moteur animé, le travail mécanique engendré par l'action chimique passe d'abord par la forme chaleur, ce qui ferait de l'organisme une machine thermique et le soumettrait aux conditions de rendement de ces machines. Il est possible que le travail soit engendré directement par l'action chimique. Peut-être aussi passe-t-il d'abord par une forme autre que la forme chaleur, et faut-il chercher du côté des phénomènes électro-capillaires dont le muscle serait le siège, la solution du problème. Il convenait, ce semble, de poser ces questions, afin de montrer que le mécanisme intime du moteur animé nous est encore totalement inconnu.

Quel que soit d'ailleurs ce mécanisme, que le travail

(1) Helmholtz. *Thermodynamik chemischer Vorgänge.*

produit soit engendré par la chaleur ou qu'ils naissent l'un et l'autre directement de l'énergie chimique des aliments, on peut affirmer qu'il y a équivalence entre cette énergie chimique d'une part et l'énergie dépensée (chaleur et travail), d'autre part (1). Si nous désignons par Q la quantité de chaleur que peut fournir la désassimilation des aliments qui se détruisent pendant un temps donné dans notre organisme ; par q la quantité de chaleur qui devient sensible à l'extérieur, et que nous retrouverions par exemple au moyen d'un calorimètre parfait, par Tr le travail produit, enfin par A l'équivalent calorifique du travail (soit : $\frac{1}{425}$), nous avons entre Q, q et Tr ces deux relations possibles :

(1) $$Q = q$$
(2) $$Q = q + A.Tr$$

La première égalité se rapporte au cas où l'animal reste à l'état de repos, c'est-à-dire où il ne produit aucun travail mécanique extérieur. Dans ce cas, qui ne saurait être, bien entendu, rigoureusement réalisé, la chaleur recueillie par le calorimètre devra être sensiblement égale à celle qu'a dû fournir la désassimilation des aliments et que l'on peut calculer *à priori*.

La seconde égalité s'applique, au contraire, au cas où il y a, à la fois, production de chaleur et de travail mécanique. Dans ce cas, pour une même quantité de chaleur Q, primitivement disponible sous forme d'énergie chimique des aliments, la quantité de chaleur q qui pourra

(1) En ne considérant toutefois que ces deux modes de dépense de l'énergie. Ce sont, du reste, ceux qui, pratiquement, prédominent.

devenir sensible à l'extérieur sera plus faible que dans le premier cas. La quantité dont cette chaleur q aura été diminuée devra se retrouver tout entière sous la forme du travail mécanique recueilli.

M. Hirn (1) a, le premier, essayé, en 1857, de vérifier expérimentalement les énoncés précédents. Disons immédiatement que ses expériences ont confirmé d'une manière générale et satisfaisante le principe qu'on vient de poser, c'est-à-dire qu'elles ont indiqué un déficit de chaleur, quand la personne soumise à l'expérience exécutait un travail. Mais le rapport entre la somme de travail exécuté et le déficit de chaleur trouvé, au lieu d'être constant et égal à 425 Kgm., s'éloignait considérablement du nombre posé précédent.

Voici comment procédait M. Hirn. L'appareil, sur la description duquel nous ne pouvons ici nous étendre, consistait en une sorte de chambrette servant de réservoir calorimétrique et dans laquelle un homme en expérience tantôt restait immobile, tantôt marchait sur une roue verticale de manière à élever son corps (virtuellement, car la roue possédait un mouvement propre inverse à celui du sujet) d'une hauteur connue, dans un temps donné. Le sujet inspirait et expirait à l'aide d'un système de tubes en caoutchouc munis de soupapes, ce qui permettait l'analyse des gaz expirés. Des expériences préalables avaient déterminé exactement la quantité de chaleur qui correspondait à tel ou tel excès de tempéra-

(1) Hirn. *Exposition analytique et expérimentale de la théorie mécanique de la chaleur*, 3e édit., Paris, 1875.

ture de la chambrette sur celle de l'appartement où elle était placée.

Il s'agissait de mesurer, avec cet appareil, la quantité de chaleur Q rendue disponible par la destruction des aliments, et, d'autre part, le travail recueilli et la chaleur émise. Le travail recueilli se calculait facilement d'après le poids du sujet et le nombre de tours de la roue. La chaleur émise était donnée par l'excès de température de la guérite sur celle du milieu ambiant. Quant à la chaleur disponible Q, Hirn la détermina de la manière suivante. Il mesura, à l'aide de l'appareil, la quantité de chaleur que l'homme en repos fournit pour un gramme d'oxygène absorbé. Il la trouva sensiblement égale à 5 calories. »

Cela posé, Hirn raisonne ainsi : « Je suppose qu'à l'état de repos un individu consomme 30 gr. d'oxygène par heure. Il se développera dans son organisme environ 150 calories. S'il monte uniformément et régulièrement un escalier dans le même temps, la respiration et la circulation étant par ce fait activées, il va consommer par heure 150 gr. d'oxygène, par exemple. A l'état de repos les 150 gr. d'oxygène eussent produit 750 calories. Eh bien, par suite du travail externe exécuté (élévation du poids du corps), il y aura un déchet sur le nombre ; il ne se produira par exemple que 700 calories. »

Les résultats obtenus par Hirn furent conformes aux prévisions de la théorie. Nous ne citerons cependant aucun chiffre, par la raison que sa méthode comporte des erreurs considérables. Nous savons, par exemple, pour n'en citer qu'une, qu'à des quantités égales d'oxygène

consommé dans des oxydations, il peut correspondre des quantités de chaleur fort différentes, selon que ce poids d'oxygène a été utilisé dans des oxydations complètes ou incomplètes (voir page 51). La valeur numérique de l'équivalent mécanique de la chaleur, calculé d'après ces expériences, est du reste fort éloignée du chiffre véritable. Néanmoins le sens général du phénomène était net, et l'expérience de M. Hirn reste capitale dans la question qui nous occupe.

Postérieurement aux recherches de M. Hirn, M. J. Béclard (1), qui ne paraît pas les avoir dès lors connues, publia sur la même question un mémoire du plus haut intérêt. Dans ce travail, dont les résultats confirment ceux de M. Hirn, M. Béclard a montré qu'un muscle est toujours ~~plus~~ moins chaud, quand il produit un travail positif, que lorsqu'il est en état de *contraction statique*, ce qui correspond, comme nous le verrons, à une production de travail nulle. Cette absorption de chaleur ou, pour ne rien préjuger quant au mécanisme de la production du travail, ce déficit de chaleur n'est révélé que par une observation délicate, et ce fait semble de prime abord paradoxal, quand on songe aux phénomènes de chaleur et de transpiration qui accompagnent le travail musculaire. En réalité, les relations qui existent entre le travail, la chaleur sensible et la chaleur totale qui était disponible, sont bien régis par l'équation, mais on dirait que dans le muscle, au moment où les contractions s'établissent et surtout quand elles ont duré un certain temps, les oxydations

(1) J. Béclard. *De la contraction musculaire dans ses rapports avec la température animale*, in *Arch. gén. de méd.*, 3e sér., 1861, t. XVII.

s'exagèrent, et la quantité de chaleur Q qui devient disponible est plus grande qu'il ne serait nécessaire pour faire face à la double dépense à laquelle elle est destinée, à savoir le maintien de la température du corps et la production du travail mécanique. La quantité de chaleur q, qui devient alors sensible à l'extérieur, est trop forte et la transpiration doit entrer en jeu pour établir l'équilibre. Il semble, du reste, que par l'exercice nous arrivions à mieux régler cette dépense (1). C'est là un fait d'expérience bien connu.

Quant à la question si souvent discutée de la température du corps pendant l'ascension, elle est le résultat de bien des facteurs,dont plusieurs sont étrangers à la question que nous examinons en ce moment. Une élévation de la température *générale* du corps pendant l'ascension ne prouverait rien contre les expériences de Hirn, pas plus que l'observation d'un abaissement de cette température n'aurait suffi pour tenir lieu de ces expériences (2).

Nous n'avons considéré jusqu'ici, et à dessein, que le cas où il y a production d'un travail positif. Or il peut y avoir aussi production par le muscle d'un travail négatif, c'est-à-dire absorption d'énergie. En effet, si nous

(1) Voir William Edwards. *Infl. des agents physiques sur la vie ;* rappelant surtout les recherches entreprises par M. Marey, il y a une dizaine d'années, au fort de la Faisanderie, citées par M. François-Franck, article *Sueur* du *Dictionn. encyclop. des sc. méd.*, p. 95.

(2) Voyez à ce sujet : W. Marcet. *Sur la température du corps pendant l'ascension*, in *Société de physique et d'hist. nat. de Genève*, octobre 1885.— Vernet. *Archives des sciences phys. et nat.*, septembre 1885. — Lortet, *Lyon médical*, 1869. — Gay. *Revue scient.*, 1885. — Ch. Richet. *Ibid.*, 1885. — Forel. *Ibid.*, 1885, etc.

abaissons un poids qui a été préalablement soulevé, ce poids restitue par sa descente l'énergie qu'il avait fallu dépenser pour l'élever, et cette énergie doit se retrouver sous forme de chaleur dans le muscle dont la contraction annule à chaque instant l'effet de la pesanteur pendant la descente du poids. Dans ce cas notre équation générale devient :

(3) $$Q = q - A.Tr$$

d'où :

(4) $$q = Q + A.Tr$$

Ce qui signifie que la chaleur q qui devient sensible à l'extérieur est égale à la quantité de chaleur Q, disponible par suite des combustions intra-organiques, augmentée d'une quantité de chaleur équivalente au travail négatif qui a été fourni.

Les expériences de M. Hirn et de M. Béclard ont vérifié ces prévisions théoriques. M. Hirn a constaté que, lorsque l'homme en expérience abaisse son propre poids au lieu de l'élever, il y a bénéfice de chaleur, c'est-à-dire que le calorimètre recueille non seulement toute la quantité de chaleur calculable d'après le poids d'oxygène consommé, mais encore un surplus notable. Ici encore, ce surplus est loin d'être équivalent au travail négatif produit, à cause des imperfections de l'expérience, mais le sens du phénomène est net. — De son côté, M. Béclard a montré que la température d'un muscle est la même dans le cas de la contraction statique et dans celui où il y a successivement élévation et descente d'un poids, c'est-à-dire travail positif, puis travail négatif, d'où il résulte

que le travail négatif, c'est-à-dire l'absorption de travail, produit de la chaleur dans l'organe résistant.

Il nous reste à dire un mot d'un cas qui se présente à l'observation sous des apparences paradoxales. Nous voulons parler du cas de la contraction statique du muscle. Lorsqu'un muscle soulève un poids, le travail exécuté est égal au produit du poids soulevé par le chemin parcouru. Mais il est évident que, lorsqu'un muscle, par sa contraction, maintient un poids soulevé, sans qu'il y ait déplacement, le travail produit est égal à zéro, puisque l'un des facteurs du travail, le chemin parcouru, est nul. Et cependant, dans l'acception populaire du mot, il y a travail. Physiologiquement, on constate dans ce cas une usure plus grande du muscle, une absorption d'oxygène et une élimination d'acide carbonique plus considérables, et cependant il n'y a pas d'énergie consommée par le travail, puisque celui-ci est nul. On ne peut s'expliquer ce fait qu'en admettant que la désassimilation *nutritive* (1) du muscle, quand il est contracté, est plus forte et se fait probablement aux dépens d'autres éléments que lorsque le muscle est au repos.

Coefficient économique de la machine humaine. — En partant des expériences que nous avons exposées tout à l'heure, M. Hirn a pu calculer le coefficient économique de la machine humaine. On appelle ainsi le rapport de la quantité de chaleur recueillie sous forme de travail à la

(1) Voir à ce sujet Hirn. *Réflexions critiques sur les expériences concernant la chaleur humaine*, in *Comptes rendus*, 1879.

quantité totale de chaleur produite. Ces déterminations et ces calculs sont encore à l'heure qu'il est assez incertains. Le calcul de la quantité de chaleur Q disponible dans l'économie est chose très délicate, ainsi qu'il ressort suffisamment des faits exposés au chapitre III. Notre intention n'est pas d'entrer ici dans la discussion de ces données ; cet examen ne nous apprendrait rien que nous ne sachions déjà sur les *origines* du travail musculaire. Nous dirons simplement que, de tous les sujets mis en expérience par M. Hirn, celui qui a donné les meilleurs résultats dynamiques a produit en une heure 33,000 unités de travail, ce qui correspond à 78 unités de chaleur. Or, la considération du volume d'oxygène absorbé montre que cet homme a dû produire, par heure, pendant qu'il exécutait son travail d'ascension, 443 unités de chaleur. Le coefficient économique est donc sensiblement de *dix-huit centièmes*.

Or les machines à vapeur les plus perfectionnées n'utilisent que les *douze centièmes* de la chaleur communiquée à la chaudière. Considéré comme moteur, le système musculaire de l'homme a donc une très grande supériorité sur les appareils les mieux construits qu'il ait été donné à l'industrie et à la science de réaliser. Dans certains muscles considérés isolément, tels que le cœur, cette supériorité est encore bien plus prononcée (1).

Sources chimiques du travail musculaire. — On a établi

(1) Voyez, en outre, Sanson. *Le moteur animé et le moteur à vapeur*, in *Revue scient.*, 19 juin 1886.

dans ce qui précède qu'au cours de leur désassimilation les aliments mettent en liberté de l'énergie, laquelle apparaît sous forme de travail ou de chaleur.

On est généralement d'accord pour faire remonter ces deux formes d'énergie ainsi manifestées à des sources chimiques différentes. Ces notions que l'on pourrait trouver à l'état d'ébauches dans les travaux de Lavoisier et même de quelques prédécesseurs de ce dernier, ont été pour la première fois précisées et réunies en un corps de doctrine par Liebig (1), en 1842. Après avoir établi la composition d'un grand nombre d'aliments et de tissus de l'organisme, et après avoir reconnu que, parmi tous les principes immédiats, la matière albuminoïde est la seule qui ne fasse jamais défaut dans les éléments cellulaires, Liebig essaya d'apprécier le degré d'oxydabilité des divers principes immédiats de l'économie. Les corps gras et les hydrates de carbone lui apparurent comme étant infiniment plus aptes que les matières albuminoïdes, à subir sous l'influence de l'oxygène du sang les phénomènes de combustion lente qui, à cette époque, étaient considérés comme l'unique source de la chaleur animale. Il fit, en conséquence, des corps non azotés des *aliments de chaleur*, des aliments *respiratoires*.

Par une suite naturelle, Liebig, admit que les albuminoïdes qui représentent l'élément essentiel de tous les tissus, et qui semblent être partout le substratum néces-

(1) Liebig. *Die. organ. Chemie in ihrer an wendung auf Physiol.*, etc., 1842 ; *Ann. de Chem. u. Pharm.*, XLI, p. 189 et 241, 1842 ; LIII, p. 63, 1845 ; LVIII, p. 335. 1846 ; LXX, p. 311, 1849 ; LXXIX, p. 205 et 358, 1851.

saire de la vie, subissent par le fonctionnement même de ces tissus une destruction organique. Cet ensemble de phénomènes que nous désignons sous le nom de manifestations vitales ont leur source dans la « force » qui résulte de cette destruction. « Tous les tissus organisés, dit Liebig, toutes les parties qui, de quelque façon que ce soit, manifestent une force dans le corps, proviennent de l'albumine du sang » (1).

La fonction spéciale du muscle étant la production du travail, ce travail, pour Liebig, devait nécessairement résulter de la désassimilation des albumoïdes si abondamment représentés dans le tissu musculaire. Le muscle en travaillant détruit donc sa substance, que les albuminoïdes ingérés doivent incessamment réparer. Aussi Liebig appelle les albuminoïdes, *les aliments plastiques*, parce qu'ils réparent et reforment sans cesse le tissu musculaire et, en général, tous les tissus. Les albuminoïdes sont donc pour lui des *aliments de force*. Les hydrates de carbone et les corps gras, au contraire, ne sont attaqués et détruits que par l'oxygène. Ils ne fournissent dans cette destruction que de la chaleur, et une partie de leur rôle consiste même à préserver les constituants plastiques des tissus de l'action nuisible de l'oxygène.

Donc, pour Liebig, les albuminoïdes ou aliments plastiques sont la source chimique du travail musculaire, tandis que les hydrates de carbone et les graisses, aliments essentiellement combustibles, fournissent la chaleur animale. Les uns sont des *dynamogènes*, les autres des *calorigènes*.

(1) Liebig, *Lettres sur la chimie*, 1851, p. 366.

C'était là une théorie complète, répondant admirablement aux connaissances de cette époque. C'était la première fois, depuis Lavoisier, que les phénomènes de mutation de matière étaient abordés avec tant de netteté et d'ampleur.

Cette doctrine, grâce à l'autorité de Liebig, fut pendant longtemps admise par la plupart des physiologistes comme une vérité évidente par elle-même. Ranke, Playfair (1), Odling (2), etc. acceptent et défendent cette théorie. Tous placent dans la transformation du tissu musculaire la source du pouvoir dynamique.

Néanmoins la doctrine de Liebig ne tarda pas à être vivement attaquée de différents côtés. A peine était-elle énoncée, que J.-R. Mayer (3), d'Heilbronn, un des créateurs de la thermo-dynamique, écrivait, dès 1845 : « Un muscle est seulement un appareil au moyen duquel la transformation des forces s'effectue, *mais ce n'est pas la substance par le changement chimique de laquelle l'effet mécanique se produit.* »

Frerichs (4) fit remarquer ensuite que les carnivores ne sont pas, parmi les animaux, ceux chez lesquels nous constatons les effets mécaniques les plus considérables, qu'au contraire les herbivores, dans l'alimentation desquels les corps non azotés prédominent, sont, comme on sait, de très puissants producteurs de travail.

(1) Playfair. *Sur la nourriture de l'homme par rapport à son travaïl utile*, cité par Frankland in *Revue scientifique*, 1867.

(2) Odling, *Ibid.*

(3) Mayer. *Die organische Bewegung und der Stoffwechsel.* Heilbronn, 1845.

(4) Frerichs. *Arch. d. Anat. u. Physiol.*, 1848, p. 469.

A ces objections générales s'en ajoutèrent d'autres, bien autrement graves et tirées de l'observation physiologique directe. D'après la théorie de Liebig, un organisme maintenu dans les mêmes conditions de travail doit excréter constamment la même quantité d'azote. Si la digestion introduit dans l'économie plus d'albumine qu'il n'en faut pour réparer l'usure produite par le travail, cet excès ne doit pas être détruit, mais fixé par l'économie. En d'autres termes, la quantité d'azote excrété ne doit pas dépendre de la proportion d'albuminoïdes ingérés.

Aussitôt que l'expérimentation fut dirigée de ce côté, on s'aperçut de toutes parts que l'excrétion de principes azotés par l'urine est d'autant plus forte que l'alimentation est plus riche en albuminoïdes, en dehors de toute variation des conditions physiologiques générales, et spécialement du travail musculaire fourni. Frerichs (1), Lehmann (2), Bidder et Schmidt (3), Voit (4), Bischof (5), etc. établissent ce fait par de nombreuses analyses et de la manière la plus évidente. Il y a plus, comme, dans la théorie de Liebig, l'albumine organisée seule doit se détruire, ces recherches conduisaient, en outre, nécessairement à cette conclusion inacceptable, que la seule introduction dans l'organisme d'albuminoïdes en excès a pour

(1) Frerichs. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1848, p. 478.

(2) Lehmann. *Journal f. prakt. Chem.*, XXV, p. 22 et XXVII, p. 257; *Lehrbuch d. physiol. Chemie*, II, p. 402, 1853.

(3) Bidder et Schmidt. *Die Verdauungssäfte*, etc., 1852.

(4) Voit. *Zeitsch. f. Biologie*, III, p 5, 1867.

(5) Bischof. *Der Harnstoff als Maass des Stoffwechsels*, Giessen, 1853.

effet de provoquer la désassimilation et la destruction d'une masse correspondante de substance organisée.

Devant ces faits, la théorie de Liebig dut se modifier. Mais, comme on ne pouvait renoncer à cette idée qui semblait fondamentale, à savoir que le muscle en travaillant détruit sa propre substance, on admit que l'alimentation ne doit fournir à l'organisme que le minimum d'albumine nécessaire à la réparation du muscle, que tout l'excès est du « luxe », que cet excès est incapable de s'organiser, et devient dès lors, pour ainsi dire, la proie des phénomènes de combustion.

Cette théorie de la consommation de luxe (*Luxusconsumption*) fut imaginée et défendue par Lehmann (1), Frerichs (2), Schmidt (3). Pour ces physiologistes, l'excrétion d'azote chez les animaux à l'état d'inanition donne la mesure de la vraie désassimilation des matières azotées et de l'apport minimum d'albumine nécessaire au fonctionnement régulier des organes et surtout du système musculaire. Tous les albuminoïdes introduits en sus de ce minimum auraient pu être remplacés par des aliments non azotés, jouent d'ailleurs le rôle de ces derniers, et, comme eux, subissent la combustion lente et contribuent à la production de la chaleur animale.

Cette théorie de la consommation de luxe des albuminoïdes fut adoptée par la majorité des physiologistes,

(1) C. G. Lehmann. *Wagner's Handwörter b. d. Physiologie*, art. *Urine*, II, p. 18, 1884.

(2) Frerichs. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1848, p. 469.

(3) Bidder et Schmidt, *Die Verdauungssäfteu d. Stoffwechsel*, 1852, p. 348.

heureux en quelque sorte de pouvoir, grâce à elle, conserver des idées auxquelles tout le monde s'était habitué. Liebig (1) lui-même qui l'avait d'abord combattue avec vivacité, l'accepta finalement, au moment même où la plupart de ses partisans commençaient à s'en détacher. Bischof (2) seul, s'en tenant aux premières idées de Liebig, fit remarquer combien il était illogique d'admettre deux modes de désassimilation des albuminoïdes, l'oxydation de ces dernières ne devant, dans la nouvelle théorie, commencer que juste au moment où la séparation du tissu musculaire est complète.

La théorie de la consommation de luxe n'avait été imaginée que pour sauver en quelque sorte et conserver cette idée fondamentale émise par Liebig, à savoir que le muscle consomme durant le travail sa propre substance albuminoïde. Aussi devait-elle disparaître le jour où, interrogeant directement les faits, on s'aperçut que telle n'est point très probablement l'origine chimique du travail musculaire.

L'analyse directe du tissu musculaire à l'état de repos et à l'état de fatigue fit voir en effet que la désassimilation, dont s'accompagne le travail, porte bien plus sur des éléments non azotés que sur des albuminoïdes. D'une part, en effet, l'étude des produits azotés de déchet du muscle (urée, acide urique, créatine, créatinine, xanthine, etc.), entreprise de tous côtés sous la féconde impulsion de Liebig, conduisit, à la vérité, à des résultats

(1) Liebig. *Ann. d. Chem. u. Pharm.*, CLIII, p. 206, 1870.
(2) Bischof. *Der Harnstoff als Maass des stoffwechsels*. 1853, p. 74.

intéressants; mais les relations directes que l'on avait cru saisir d'abord entre l'apparition de ces substances et la grandeur du travail musculaire fourni, s'évanouirent peu à peu. D'autre part, au contraire, l'importance du rôle que jouent dans le muscle les éléments gras et surtout les hydrocarbonés, d'abord incertaine, s'affirma et s'imposa. Essayons de résumer ce double ordre de recherches.

D'après la théorie de Liebig, le muscle consomme pendant la contraction sa propre substance albuminoïde. Les produits de déchets azotés doivent donc d'abord s'accumuler dans le muscle, puis passer dans les urines en proportion d'autant plus forte que le travail fourni aura été plus considérable. Mais, d'abord, les analyses comparées de muscles à l'état de repos et à l'état de fatigue n'ont conduit sous ce rapport qu'à des résultats incertains et contradictoires. En effet Ranke (1) crut d'abord observer sous l'influence du travail musculaire une diminution de la proportion des albuminoïdes du muscle. Mais Hermann (2), Nawrocki (3) ont, chacun d'une manière différente, démontré l'inexactitude des conclusions de Ranke.

Du reste, étant donnée l'extrême difficulté d'une semblable détermination, des différences notables entre la teneur du muscle en albumine avant et après la contraction eussent pu seules être prises en considération.

(1) Ranke. *Tetanus*, Leipzig, 1865, p. 119.

(2) Hermann. *Untersuch. über den Stoffwechsel der Muskeln*, etc., Berlin, 1867, p. 88.

(3) Nawrocki. *Centralb. f. d. med. Wissenchs.*, 1866, p. 385.

Or, ce n'est point là ce qui ressort des dosages faits par Ranke.

L'étude des déchets azotés du muscle n'a pas conduit à des résultats plus nets. Ainsi un désaccord complet existe entre les physiologistes au sujet de la créatine. Liebig (1) avait d'abord affirmé l'accumulation de ce produit dans les muscles après le travail musculaire. Mais Nawrocki (2), qui a fait des déterminations très exactes et à l'aide d'un procédé inattaquable, contredit cette opinion de la manière la plus formelle. Voit (3), de son côté, est arrivé à des résultats identiques. — L'accumulation de l'urée et de l'acide urique a donné lieu aux mêmes discussions et n'est pas mieux établie (4).

L'influence qu'exerce le travail musculaire sur l'excrétion des éléments azotés et spécialement sur la teneur de l'urine en azote, plaide également contre la théorie de Liebig. Les premières observations faites à cet égard par Simon et Lehmann (5) furent, à vrai dire, favorables à cette théorie. Mais Bischof et Voit (6) montrèrent que dans ces expériences il faut tenir grand compte de l'ali-

(1) Liebig. *Thierchemie*, 1842.

(2) Nawrocki. *Centralb. f. d. med. Wissensch.*, 1865, p. 417.

(3) Voit. *Zeitsch. f. Biologie*, IV, 1868, p. 77.

(4) Voir à ce sujet : Picard, *Recherches sur l'urée*, in *Comptes rendus*, t. LXXXVII, 1878. — Oppert. *Arch. f. path. Anat.*, t. XXI, p. 260. — Zalesky. *Untersuch. über den urämischen Process*, etc. Tubingen, 1865.

(5) *Wagner's Handwörterb. d. Physiol.*, II, p. 21, 1844.

(6) Bischof et Voit. *Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressen*. Leipzig, 1860.

mentation qui exerce, comme on l'a vu à propos de la consommation de luxe, une influence si directe sur l'excrétion de l'azote. Ces physiologistes ont nettement constaté que l'excrétion de l'urée est indépendante du travail musculaire. Les déterminations de Voit et Pettenkoffer (1), qui ont fait des dosages d'azote total dans l'urine, sont absolument décisives à cet égard. Du reste, le calcul prouve, comme on le verra tout à l'heure, que la désassimilation des albuminoïdes, ou, ce qui revient au même, la proportion d'albuminoïdes introduits par l'alimentation, ne peut presque jamais couvrir le travail produit, et qu'elle ne peut être en tout cas la source exclusive de ce travail.

L'étude des matériaux non azotés du muscle a conduit, au contraire, à des constatations très nettes et d'une grande importance. Les plus remarquables ont trait à la matière glycogène, dont la présence dans le muscle à l'état embryonnaire a été établie d'abord par Cl. Bernard. L'importance de cette découverte ne fut pas saisie tout d'abord. Lorsque plus tard Cl. Bernard lui-même et d'autres physiologistes (2) constatèrent la présence du glycogène dans les muscles d'animaux adultes après une nourriture riche en amylacés ou après un repos prolongé, on considéra généralement ces faits comme exceptionnels et, dans tous les cas, comme n'étant pas en rapport essentiel avec le fonctionnement du muscle. Mais

(1) Voit et Pettenkoffer. *Zeitsch. f. biol.*, II, 1866, p. 459.

(2) Bernard. *Comptes rendus*, XLIV. p. 1325, 1857 et Sanson, *Ibid.*, XLIV, p. 1323, 1857.

des recherches ultérieures de Nasse (1), de Brücke (2) montrèrent que dans toute la série animale le muscle contient de la matière glycogène.

Ce glycogène se transforme très facilement dans le muscle en glucose que la contraction musculaire fait disparaître rapidement. C'est probablement aux dépens de cette glucose que s'engendrent l'acide lactique et le surplus d'acide carbonique que l'on voit se produire au moment de la contraction. La production de l'acide carbonique expiré par le muscle et dont la formation aux dépens des matières albumoïdes est si difficile à comprendre dans la théorie de Liebig, s'explique ici facilement. La proportion de matière glycogène qui disparaît ainsi est de 9 à 10 p. 1.000 de muscle frais. — Ajoutons que l'inosite diminuerait également pendant la contraction. — Enfin, Danilewski, Ranke ont vu la graisse diminuer dans le muscle pendant la tétanisation.

Des faits d'observation plus générale, mis en lumière d'abord par Traube (3), semblent bien indiquer que ce sont des matériaux non azotés que le muscle consomme surtout pendant sa contraction. La nourriture ordinaire des ouvriers montre bien la justesse de cette opinion. A côté d'une quantité de viande souvent assez faible, ils consomment de très fortes proportions de substances riches en hydrates de carbone, ou en graisses, pain, pommes de terre, lard, etc. La plupart des paysans mangent

(1) Nasse. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, II, p. 97, 1869.
(2) Brücke. *Sitzungsb. d. Wiener Akad.*, LXIII, Abth. II, 1878.
(3) Traube. *Arch. f. path. Anat.*, XXI, p. 386, 1861.

fort peu de viande et cependant peuvent fournir une somme de travail parfois considérable. La composition de la nourriture des grands herbivores que nous employons journellement vient encore à l'appui de cette théorie. Il en est de même de celles de beaucoup d'insectes, tels que les abeilles par exemple, qui à l'état de larves, c'est-à-dire pendant l'immobilité, se nourrissent de substances albuminoïdes et, à l'état d'insectes parfaits (état actif), consomment surtout du miel et des matières sucrées.

Ces observations générales ont été bien confirmées par des expériences directes de nutrition. Nous ne ferons que rappeler ici l'expérience bien connue de Fick et Wislicenus (1). Ces deux observateurs firent l'ascension du Faulhorn, qui dura 6 heures. Pendant les 17 heures qui précédèrent l'ascension, ils ne prirent pas d'aliments azotés, et pendant 31 heures, ils ne mangèrent que du lard, de l'amidon et du sucre. La désassimilation azotée du muscle fut appréciée à l'aide d'un dosage d'urée et d'azote total dans l'urine. Le calcul montra que la proportion d'albumine désassimilée ne couvrait par sa chaleur de combustion qu'un tiers à peine du travail produit.

Cette expérience, quoique passible de certaines objections, est néanmoins démonstrative. MM. Grandeau et Leclerc (2), à la suite de leurs patientes et remarquables

(1) Fick et Wislicenus. *Vierteljahrssch. d. naturf. Ges. in Zurich*, X, p. 317, 1865 et Frankland, *Revue scientifique*, 1867, p. 85.

(2) Grandeau et Leclerc. *Recherches expérimentales sur l'alimentation du cheval de trait*. Paris, 1882-1883, 2e mémoire, p. 199.

recherches sur l'alimentation du cheval de trait, recherches faites sur l'ensemble de la cavalerie de la Compagnie générale des voitures de Paris, sont arrivés également à cette conclusion que les corps non azotés et spécialement les hydrates de carbone sont la source, sinon exclusive, du moins prédominante, du travail musculaire.

Il semble cependant que, lorsqu'un individu fournit un travail musculaire un peu notable et soutenu, il faille augmenter un peu la proportion d'azote de la ration d'entretien. Ainsi la Compagnie du chemin de fer de Rouen, qui avait d'abord adopté pour ses hommes un régime analogue à celui des paysans dont il était question tout à l'heure, n'a pu obtenir de ces ouvriers français un rendement en travail, égal à celui des ouvriers anglais qu'elle avait engagés, qu'en soumettant les premiers à la même alimentation que les derniers. Le régime par lequel le travail produit devint maximum était composé comme il suit :

Viande......................................	600 gr.
Pain blanc..................................	550 »
Pommes de terre	1.000 »
Bière...	1.000 »

Cette ration, très bien comprise d'ailleurs au point de vue de l'association des aliments, est un peu supérieure à celle qui permet d'entretenir dans un parfait état de santé un bon ouvrier travaillant à raison de 70,000 à 85,000 kilogrammètres par jour (1).

(1) Voyez, à ce sujet, A. Gautier. *Chimie appliquée à la physiol.*, etc., t. I, p. 97 et 98.

Des faits de cette nature ont conduit quelques physiologistes à adopter une théorie mixte, mais avec la distinction suivante. Pour les uns, comme pour Fick en particulier, le muscle est analogue à une machine qui brûle du charbon et produit de la chaleur et du travail mécanique ; seulement, au lieu de charbon, il brûle des substances non azotées. Dans la machine à vapeur les pièces métalliques s'usent aussi pendant leur fonctionnement, se rouillent, par exemple ; mais la production d'oxyde de fer n'est jamais comparable à la consommation de charbon. Dans le muscle il en est de même. La charpente de la machine, c'est-à-dire la substance albuminoïde, s'use bien un peu. Mais cette usure (production de déchets azotés) n'est jamais en rapport avec l'usure du combustible non azoté.

Pour d'autres, au contraire, comme Donders, Haughton (1), etc., le muscle emploie de préférence dans la contraction des substances non azotées qui lui sont fournies par le sang. Mais, si ces matériaux viennent à manquer, il consomme à leur défaut des substances albuminoïdes provenant du sang ou de lui-même. Cette théorie expliquait pourquoi on ne voit l'urée augmenter dans les urines que lorsque l'exercice musculaire est poussé jusqu'à l'extrême fatigue.

Il semble donc qu'il faille avec M. Beaunis (2) distinguer dans le fonctionnement physiologique du muscle ces deux sortes d'usure : 1° le muscle, comme tous les

(1) Haughton. *Source of muscular power*, in *Med. Times*, 1867.
(2) Beaunis. *Eléments de physiologie*, 2e édition, t I, p. 451.

tissus vivants, s'use par le fait même de son existence et en dehors de tout travail. Cette usure porte naturellement sur l'élément prédominant, sur la matière albuminoïde. Elle est d'ailleurs assez lente. C'est ce que l'on pourrait appeler la désassimilation *nutritive* ou *organique*. 2° le muscle est une véritable machine qui produit du travail mécanique. De là, une désassimilation spéciale, *dynamique*, qui semble porter surtout sur les hydrates de carbone et les corps gras. Ceux-ci doivent donc être envisagés aujourd'hui comme la source chimique prédominante du travail musculaire.

II. — De la production d'électricité.

La production de l'électricité par les êtres vivants se place naturellement à la suite de l'étude du mouvement musculaire. On saisit, en effet, entre le muscle et les organes producteurs de l'électricité (car nous n'étudierons celle-ci que chez les animaux où elle se montre à son plus haut degré), les analogies les plus frappantes. Dans l'un et l'autre cas, il s'agit d'organes périphériques reliés au système nerveux central par des nerfs centrifuges. Dans l'un et l'autre cas, la volonté de l'animal provoque un mouvement ou un phénomène extérieur. Cette énergie électrique qui devient ainsi sensible à l'extérieur sous l'influence de l'innervation volontaire, a évidemment sa source première dans l'énergie chimique des aliments.

Les poissons qui présentent des organes électriques

sont tous les poissons du genre *Torpille* (*Torpedo osculata, T. nobiliana, T. marmorata*), et du genre *Mormyrus*, les Gymnotes, les Malaptérures ou Silures électriques, qu'on trouve dans le Nil et au Sénégal.

Les organes électriques de la torpille sont essentiellement constitués par des masses gélatineuses comprises dans des cloisons alvéolaires prismatiques serrées les unes contre les autres. On compte environ 500 à 1,200 prismes par organe. Les nerfs qui se distribuent à cet organe sont énormes. Ils partent d'un renflement encéphalique très gros qu'on appelle lobe électrique.

Il a été fait très peu de recherches sur la constitution chimique de ces organes ; il résulte de là que nous ne possédons aucun renseignement sur les sources chimiques de cette énergie électrique. On a dit, et probablement sans beaucoup de preuves, qu'ils ressemblaient, par leur composition, au tissu musculaire. On y a trouvé de la créatinine, de la taurine et aussi beaucoup d'urée. Mais peut-être s'agit-il là de produits d'altérations. En effet l'organe électrique parait s'altérer beaucoup plus vite que le muscle. Enfin, la réaction au papier de l'organe frais a été trouvée acide par Max Schultze. Au contraire, A. Moreau l'a trouvée neutre. Du Bois-Reymond a vu qu'elle était amphotérique, mais qu'elle devenait, comme pour le muscle, rapidement acide, lorsqu'on chauffait l'organe à 50°.

Les effets électriques que la torpille est capable de produire sont d'une puissance remarquable. Ces animaux s'en servent pour paralyser ou pour tuer leur proie. Les gymnotes sont, sous ce rapport, encore plus redou-

tables, et leur décharge est extrêmement douloureuse pour l'homme.

Ce dégagement d'électricité présente les particularités suivantes. A l'état normal, quand le poisson n'est excité ni par la faim ni par la frayeur, il ne donne aucune décharge, et l'on constate facilement que les organes électriques n'ont qu'un pouvoir électro-moteur très faible. L'électricité semble donc ne pas y préexister, mais au contraire prendre naissance au moment même de la décharge. Au moment de la décharge, il y a une production d'électricité présentant ce caractère que la tension et la quantité sont également considérables (1).

Au point de vue proprement physiologique, M. Marey (2), qui a très bien étudié les conditions physiologiques de ce phénomène, a vu que cette décharge se compose d'une série de flux ou décharges élémentaires présentant la plus grande analogie avec les secousses élémentaires dont se compose la contraction musculaire. Cette analogie est remarquable et se poursuit dans un grand nombre de détails. Nous ne poursuivrons pas ici cette comparaison physiologique qui est d'un grand intérêt, mais qui ne nous apprend rien en définitive sur *l'origine* de cette énergie électrique.

La seule théorie complète qui ait été tentée touchant le mécanisme intime du phénomène est due à M. d'Arsonval (3).

(1) Voir J. Regnauld. *De la production de l'électricité chez les êtres vivants*, thèse d'agrégation. Paris, 1847.

(2) Marey. *Sur la décharge électrique de la torpille*, in *Travaux du laboratoire de Marey*. 1877, nº 1, p. 1.

(3) D'Arsonval. *Société de biologie*, 10 juillet 1885.

Cette théorie repose sur la notion des phénomènes électro-capillaires. On sait que, lorsque l'on fait varier la surface de séparation de deux liquides non miscibles (eau et mercure par exemple), chaque déformation produit *mécaniquement* un courant. Il suffit d'une déformation inappréciable à l'œil, moléculaire, pour amener la production d'un courant. Ce phénomène découvert par M. Lippmann a été utilisé par ce physicien dans son électromètre capillaire.

Or, M. d'Arsonval a démontré que le phénomène de M. Lippmann est général et qu'on produit un courant en déformant la surface de contact de deux corps fluides ou semi-fluides quelconques, tels, par exemple, que les tissus vivants. Ainsi, dès 1879, M. d'Arsonval est parti de ce phénomème pour expliquer la *variation négative* du muscle. En effet, le protoplasma remplit toutes les conditions voulues pour réaliser le phénomène de Lippmann : il est semi-fluide, non miscible aux liquides interstitiels et, de plus, irritable, c'est-à-dire, capable de se déformer spontanément. Ajoutons que M. d'Arsonval a constaté que le protoplasma est négatif par rapport au liquide qui l'environne. Si ce protoplasma vient à se contracter, sa surface de contact avec le liquide est changée, et ce changement s'accompagne de la production d'un courant électrique. Le protaplasma devient moins négatif et, par conséquent, le *courant de repos* du protoplasma semble *diminué* et peut même être *annulé*, si l'excitation est suffisante. C'est là, pour M. d'Arsonval, l'explication de l'oscillation négative.

Nous allons voir que ces données sont directement

applicables à l'explication du fait de la production d'électricité par les torpilles. On a constaté tout à l'heure que l'électricité n'est pas préformée dans les organes électriques de la torpille ; on ne peut donc les assimiler ni à une pile, ni à un condensateur, puisqu'à l'état de repos ils ne sont le siège d'aucune manifestation extérieure accusant une charge électrique. Ces organes produisent l'électricité seulement au moment où ils entrent en fonction, sous l'influence de la volonté de l'animal. Le système nerveux n'est pour rien non plus dans la formation de l'électricité, puisqu'on obtient des décharges après avoir séparé l'organe du lobe électrique et qu'on peut encore en obtenir, ainsi que l'a montré M. d'Arsonval, en déformant *mécaniquement* un morceau d'organe sans nerf. Que se passe-t-il donc ? Quelques considérations histologiques et, d'autre part, la notion, posée tout à l'heure, des phénomènes électro-capillaires vont nous fournir l'explication cherchée. Les organes dont il s'agit sont formés par une série de cellules hexagonales superposées; chaque cellule est remplie en partie par une masse, dans laquelle se ramifie le nerf, et par un plasma plus ou moins liquide surmontant la plaque nerveuse, comme l'ont montré les belles recherches de M. Ranvier. Cette disposition constitue les meilleures conditions pour produire de l'électricité à haute tension par le phénomène Lippman. Considérons une cellule : sa base protoplasmique excitée par le nerf s'électrise dans un sens, le plasma en sens opposé. La superposition des cellules accouple ces éléments de pile en tension. Les variations négatives s'additionnent et sont multipliées

par le nombre des cellules superposées qui s'élève à plusieurs milliers dans une colonne. Toutes ces variations négatives s'additionnent pour donner à chaque extrémité de la colonne terminale une variation négative formidable. Voilà pour la tension. Ces colonnes elles-mêmes, au nombre de plusieurs milliers, sont associées par les pôles du même nom : voilà pour la quantité. Ainsi ces organes peuvent donner à la fois la tension et la quantité; c'est pourquoi leur décharge est si formidable.

Nous assistons donc ici à une transformation directe du travail mécanique en énergie électrique. Ce travail mécanique est lui même le résultat d'actions chimiques.

Nous venons d'essayer de pénétrer les origines de la chaleur et de déterminer les sources de l'énergie chez les êtres vivants. La conclusion de cet exposé se tire d'elle-même ; aussi bien, elle est toute dans les idées générales que notre introduction avait pour but de mettre en lumière. Nous ne reviendrons pas sur ces idées.

APPENDICE

INFLUENCE DU SYSTÈME NERVEUX SUR LES ACTIONS CHIMIQUES

Nous voudrions plutôt, pour terminer, dire quelques mots d'une question qui nous paraît fort importante, relativement à la production de la chaleur, au moins chez les êtres supérieurs qui possèdent un système nerveux très développé. Il s'agit de l'influence du système nerveux sur les actions chimiques. Grâce aux recherches de la physiologie contemporaine, nous pouvons nous faire une idée assez nette de cette influence.

Ce n'est pas le pouvoir régulateur de la chaleur animale proprement dit que nous avons en vue ; sans doute, la chaleur animale est réglée par le système nerveux, qui peut modifier le rayonnement, l'évaporation, la combustion. Mais il s'agit d'un phénomène moins complexe et absolument général, de l'action qu'une excitation nerveuse exerce sur une cellule vivante.

Une cellule vivante dégage une certaine quantité d'énergie chimique, quantité éminemment variable et qui dépend de différentes causes, celles mêmes dont dépendent toutes les actions chimiques (température, pression, électricité, etc.). Mais il est une autre cause qui fait varier cette quantité, cause propre aux cellules vivantes,

c'est l'irritation nerveuse. Les preuves de ce fait sont innombrables. Il est inutile de les énumérer ici. Les poisons du système nerveux, sans exception, agissent sur la température générale, les uns, ceux qui stimulent, comme la cocaïne, élèvent la température ; les autres, ceux qui paralysent, comme le mercure ou le chloroforme, abaissent la température. L'excitation du bulbe ou du cerveau fait monter la température et croître les combustions, tandis que les paralysies du bulbe ou de la moelle ont un effet inverse. On pourrait multiplier les preuves ; tant la physiologie et la pathologie ont démontré d'une manière irréfutable cette influence du système nerveux sur les actions chimiques interstitielles qui se passent dans les cellules vivantes. Tout récemment encore, M. Ch. Richet s'emparait expérimentalement de cette question (1) et la généralisait, démontrant que des excitations de l'écorce cérébrale provoquent une notable hyperthermie chez le lapin et chez le chien.

Ce n'est pas là, d'ailleurs, un phénomène plus difficile à comprendre que le fait de la production de lumière, d'électricité sous l'influence du système nerveux. On stimule la sensibilité d'une Luciole, aussitôt l'animal dégage une vive lumière. Son système nerveux a donc été la force de dégagement de cette action lumineuse. Il en est de même, avec un bien plus haut degré de généralité, pour toutes les actions chimiques des êtres vivants. Comme les appareils lumineux de la luciole, comme les appareils électriques de la torpille, nos cellules vivantes sont capables

(1) *Société de biologie*, 1884 et 1885.

de répondre, par un dégagement plus ou moins grand d'énergie, à la stimulation du système nerveux. Mais, au lieu d'être de la lumière ou de l'électricité, c'est de la chaleur obscure qui se dégage, et cette chaleur, comme la lumière de la luciole ou l'électricité de la torpille, est sous la dépendance d'une stimulation nerveuse.

Pour bien connu que soit le phénomène, quant à ses effets, il n'en est pas moins profondément mystérieux quant à sa cause. On comprend mal qu'un filet nerveux puisse rendre une oxydation ou une hydratation plus intense. Cela est cependant ; et il faut nous résigner à ne pas comprendre, du moins pour le moment.

Ajoutons que ce qu'il y a de très remarquable dans ce fait, c'est que l'action nerveuse est elle-même une force d'ordre chimique. Nous avons donc ce phénomène extraordinaire, d'une force chimique qui est à elle-même son propre régulateur, le système nerveux pouvant dégager, en plus ou en moins, de l'énergie chimique dans tout l'organisme avec lequel elle est en connexion.

Ainsi, chez les êtres supérieurs, le système nerveux tient sous sa dépendance la production des actions chimiques, comme la manifestation des formes diverses de l'énergie. Mais, à son tour, son activité propre résulte d'actions chimiques.

TABLE DES MATIÈRES

HAVRE. — IMPRIMERIE DU COMMERCE, 3, RUE DE LA BOURSE